

PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE ACCESIONES DE *Holcus lanatus* L. COLECTADAS EN PRADERAS CON NIVELES CONTRASTANTES DE FOSFORO DISPONIBLE EN EL SUELO

Vicente Anwandter A.¹, Oscar Balocchi L.¹, Ignacio López C.¹ y Dante Pinochet T.²

¹Instituto de Producción Animal. ²Instituto de Ingeniería Agraria y Suelos. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Austral de Chile. Casilla 567. Valdivia. E-mail: obalocch@uach.cl

ABSTRACT

Phenotypic plasticity of *Holcus lanatus* L. accessions collected from pastures with contrasting levels of soil available phosphorous .

Key words: Phenotypic plasticity, ecotype, *Holcus lanatus*, available phosphorous, glasshouse

Holcus lanatus L. is a naturalized perennial grass that colonize a wide range of soil conditions of the Humid Dominion of Chile. The hypothesis was that *H. lanatus* has grounded his success as a colonizer plant species in environments with contrasting soil available phosphorus (P-Olsen) through its phenotypic plasticity. The objective was to determine the response in growth and development of *H. lanatus* accessions, collected from soils with contrasting available phosphorus levels, to increasing levels of phosphorous fertilization. The experiment was conducted in a glasshouse at the Universidad Austral de Chile. Three *H. lanatus* accessions collected from soils with high levels of phosphorus (1A, 2A and 3A) and three collected from soils with low phosphorus levels (1B, 2B and 3B) were transplanted to pots and propagated by tillers. The experiment was established in 2 kg pot soil with a low phosphorus level (Valdivia Soil Series). Three independent tillers of each accession were established in six different phosphorus soil levels (0, 14, 28, 57, 114 and 228 mg P/kg dry soil). A nutritive non-phosphorus solution was added to each pot during the entire experiment. Three harvests were conducted leaving a 3 cm

RESUMEN

Palabras claves: Plasticidad fenotípica, ecotipo, *Holcus lanatus*, fósforo disponible, invernadero

Holcus lanatus L. es una especie gramínea perenne que coloniza un amplio rango de condiciones de suelo en el Dominio Húmedo de Chile. La hipótesis fue que *H. lanatus* ha colonizado ambientes con suelos contrastantes en fósforo disponible (P-Olsen) por su plasticidad fenotípica. El objetivo del estudio fue determinar la respuesta en crecimiento y desarrollo de accesiones de *H. lanatus* provenientes de suelos contrastantes en fósforo disponible, a suministros crecientes de fertilización fosforada. El trabajo se realizó en un invernadero de la Universidad Austral de Chile. Tres accesiones de *H. lanatus* colectadas de suelos con alto nivel de fósforo (1A, 2A y 3A) y tres de suelos con bajo fósforo (1B, 2B y 3B) fueron trasplantadas a macetas y propagadas por macollos. Se utilizaron macetas con 2 kg de suelo (Serie Valdivia), con un bajo nivel inicial de fósforo. Se transplantaron tres macollos independientes por maceta, aplicándose seis niveles de fósforo (0, 14, 28, 57, 114 y 228 mg P/kg suelo seco). Se regó con una solución nutritiva carente de fósforo a lo largo del experimento. Se realizaron tres cortes, dejando un residuo de 3 cm de altura. Se midió a nivel de planta, el crecimiento horizontal, hábito de crecimiento, altura de la planta sin disturbar, número de macollos por maceta, materia seca y contenido de fósforo foliar. A nivel de macollo, se midió la tasa de aparición de hojas, largo de macollo, ancho y largo de lámina, materia seca de la vaina y de la lámina.

tiller residual. At plant level horizontal growth, growth habit, undisturbed plant height, tiller number per pot, dry matter, and leaf phosphorus concentration were measured. Leaf appearance rate, tiller length, lamina width, lamina length, sheath dry matter, and lamina dry matter were measured at tiller level. A complete block design with a factorial arrangement of the 36 treatments and 4 blocks was utilised. The main results suggest that the phosphorus level applied modified the characteristics of the plants, although it did not change the morphology of the tillers with the exception of the sheath dry matter and the rate of leaf appearance. Even when there was a significant interaction between the accessions and the phosphorus levels in the dry matter production of the first harvest, the six accessions used in this experiment did not differ in their ability to grow in soils with different levels of phosphorus. These results suggest that *H. lanatus* has developed plasticity to grow in soils with contrasting phosphorus levels.

Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con arreglo factorial de 36 tratamientos y 4 bloques. Los principales resultados indican que el nivel de fósforo aplicado afectó las variables medidas a nivel de planta, sin embargo no se modificaron significativamente las características morfológicas del macollo, con la excepción de la materia seca de la vaina y la tasa de aparición de hojas. Aún cuando hubo interacción significativa para la producción de materia seca del primer corte, las seis accesiones estudiadas no difirieron en su habilidad para crecer con diferentes niveles de fósforo en el suelo, lo que indica que *H. lanatus* posee una plasticidad fenotípica tal que le permite crecer en suelos con niveles de fósforo contrastantes.

INTRODUCCION

Holcus lanatus L. es una especie que forma parte de las praderas permanentes naturalizadas del Dominio Húmedo de Chile (Gastó *et al.*, 1987, Teuber, 1996). Esta especie tiene la capacidad para desarrollarse en una amplia gama de sitios con características medias de fertilidad, predominando en sitios intermedios, ubicados entre los de baja fertilidad, dominados por *Agrostis capillaris* L. y los de alta fertilidad, dominados por *Lolium perenne* L. y *Bromus valdivianus* Phil. Los suelos de los sitios dominados por esta especie son planos a levemente depresionales, de profundidad media (0,67 m), con contenidos medios de aluminio intercambiable (0,4 meq/100 gss) y con hidromorfismo estacional medio a estacional profundo (López *et al.*, 1997).

Los agrosistemas del sur de Chile se caracterizan por una frecuente deficiencia de fósforo disponible en el suelo, lo cual impide sustentar una alta productividad de las praderas (Pinochet, 1996). A pesar de las restricciones edafoclimáticas de esta zona, *H. lanatus* crece en forma abundante en praderas que se

desarrollan en suelos con amplias diferencias en los niveles de fósforo disponible (López *et al.*, 1997).

Se argumenta que las especies pratenses son capaces de desarrollarse en ambientes contrastantes, a través de la capacidad para variar su fenotipo, lo cual incluye modificar su morfología, tamaño o funcionamiento interno, lo que ha sido definido como plasticidad fenotípica (Gastó, 1979, Sultan, 1987 y Romero *et al.*, 1999). Otra estrategia que utilizan las especies pratenses para colonizar diferentes ambientes es vía el desarrollo de ecotipos, los cuales se definen como un grupo de plantas individuales dentro de una especie, que presentan diferencias genéticamente determinadas en características de crecimiento o tolerancias a estrés ambientales, respecto de otras poblaciones de la misma especie (López y Valentine, 2003).

La hipótesis propuesta es que *H. lanatus* basa su éxito como planta colonizadora en las praderas naturalizadas del Dominio Húmedo de Chile, en ambientes con niveles contrastantes de P-Olsen en el suelo, por su plasticidad fenotípica. El objetivo fue determinar la respuesta morfológica y fisiológica a nivel de planta y macollo, de

accesiones de *H. lanatus*, al ser sometidas a niveles crecientes de fósforo disponible en el suelo.

MATERIAL Y METODO

El estudio se realizó en un invernadero ubicado en la Universidad Austral de Chile, Campus Isla Teja, Valdivia. Se trabajó con seis accesiones de *H. lanatus*, provenientes de una colección mantenida en la Estación Experimental Santa Rosa, de la Universidad Austral de Chile. Esta colección cuenta con 100 accesiones de *H. lanatus*, colectadas de cuatro zonas edafoclimáticas del Dominio Húmedo de Chile de la Décima Región; Precordillera Andina, Llano Central Norte, Llano Central Sur y Ñadis (Valdés, 2002). Del total de accesiones se seleccionaron seis: tres colectadas en suelos con un alto nivel de fósforo (1A, 2A y 3A) y tres colectadas en suelos con un bajo nivel de fósforo (1B, 2B y 3B). Se consideraron suelos con bajos niveles de fósforo a los que tenían contenidos menores a 4 ppm de P-Olsen (Cuadro 1).

De las seis accesiones seleccionadas se extrajeron macollos, los que fueron trasplantados a macetas con 2 kg de suelo y mantenidas en invernadero. Este material constituyó la base desde donde se obtuvo el material utilizado en el estudio. Para estimular la aparición de macollos se aplicó a las diferentes macetas una solución nutritiva y las plantas

fueron cortadas en 3 ocasiones a 6 cm de altura.

Para el estudio se utilizó un suelo andisol (trumao) de la Serie Valdivia con un bajo nivel de fósforo (3,2 ppm de P-Olsen). La entrega de nutrientes, excepto el fósforo, se realizó empleando la solución nutritiva recomendada por el Grupo de Nutrición Vegetal, del Centro Experimental Ruakura (AgResearch), Nueva Zelanda. Los seis niveles de fósforo en el suelo se obtuvieron mezclando el suelo de cada maceta con dosis crecientes del fertilizante Super Fosfato Triple (Cuadro 2). Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con arreglo factorial de las seis accesiones de *H. lanatus* y seis niveles de fósforo, distribuidos en cuatro bloques.

Cada maceta contuvo tres macollos individuales de la accesión correspondiente y un nivel de fósforo. Adicionalmente se prepararon 18 macetas con los seis niveles de fósforo, cada nivel repetido tres veces, las que se mantuvieron sin plantas, y se utilizaron para determinar la evolución del contenido de P-Olsen en el suelo a lo largo del experimento. El suelo de estas macetas sin plantas se analizó al comienzo, en la mitad y al final del experimento.

Siete días después del trasplante de los macollos individuales a las macetas experimentales, se realizó un corte de homogeneización, a 6 cm de altura, de todos los macollos. Este fue el inicio del período experimental. Durante el experimento se realizaron tres cortes de evaluación, dejando

Cuadro 1: Zona de origen de las accesiones de *H. lanatus* y nivel de P-Olsen en el suelo de origen.

Table 1: Zone of origin of the *H. lanatus* accessions and P-Olsen level in the soil of origin.

Accesión	Zona de origen	Nivel de fósforo en el suelo (ppm P-Olsen)
1A	Llano Central Norte	87,5
2A	Llano Central Sur	43,3
3A	Llano Central Norte	34,1
1B	Llano Central Sur	3,0
2B	Ñadis	3,6
3B	Llano Central Norte	3,7

La ciudad de Osorno limita el Llano Central Norte del Llano Central Sur. Los niveles de fósforo en el suelo fueron analizados por el Laboratorio de Suelos del Instituto de Ingeniería Agraria y Suelos, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Austral de Chile. Las muestras fueron tomadas a 20 cm de profundidad de suelo.

Cuadro 2. Nivel de fósforo aplicado a cada tratamiento.

Table 2. Amount of phosphorous applied to each treatment.

Nivel de Fósforo	mg SFT ¹ /maceta	mg P/kg suelo seco
1	0	0
2	89	14,3
3	178	28,6
4	356	57,1
5	712	114,3
6	1424	228,6

¹SFT=Super fosfato triple.

cada vez un residuo de 3 cm de altura. Como criterio para definir el momento del corte se utilizó la presencia de un 10% de senescencia en las hojas más viejas del total de las macetas. A nivel de planta se evaluó: crecimiento horizontal, hábito de crecimiento, altura sin disturbar, número de macollos por maceta, peso de la planta en materia seca y contenido de fósforo foliar. Para la medición del crecimiento horizontal, se trazaron círculos concéntricos cada 5 cm alrededor de la maceta. Estos círculos fueron divididos en cuatro cuartos, en cada uno de los cuales se registró la distancia hasta donde llegaban las hojas de la planta. Se registró el valor promedio para cada maceta. Para determinar el hábito de crecimiento se midió el ángulo que formaban los macollos con respecto a la horizontal en cada maceta. Se promediaron cuatro mediciones al azar en cada maceta. La altura sin disturbar se determinó con una regla, registrando el último contacto en altura de las hojas y se promediaron cuatro mediciones por maceta. A nivel de macollo se evaluaron: tasa de aparición de hojas, largo de macollo, ancho y largo de lámina y peso de los componentes de rendimiento del macollo. Para esto, después del segundo corte se marcó un macollo nuevo emergente por maceta. Los macollos marcados fueron evaluados desde el segundo hasta el tercer corte.

Cada variable fue sometida a ANDEVA, previa prueba de normalidad, de acuerdo al diseño experimental aplicado y cuando existieron diferencias significativas (5%) se utilizó el test de PDIFF para separar las medias. Además, cuando se detectaron interacciones

significativas entre las accesiones y los niveles de fósforo en las variables, se trazaron curvas para analizar el comportamiento de las accesiones respecto de las diferentes dosis de fósforo.

RESULTADOS Y DISCUSION

Niveles de fósforo en el suelo

Hubo una tendencia al incremento de los valores de P-Olsen, al aumentar la dosis de fertilizante fosforado aplicado al suelo, pero a medida que transcurrió el tiempo, éstos fueron disminuyendo, lo que ocurrió en mayor proporción en los niveles más elevados de aplicación de fósforo (Cuadro 3).

La disminución de los valores de P-Olsen, dentro de cada nivel, a lo largo del experimento se debería a la adsorción de este nutriente en el suelo. Esto ha sido descrito por Pinochet (1996), en suelos de la zona sur de Chile y es causado por la reactividad de las arcillas, ya que cuando el fósforo es dejado en contacto con el suelo, éste reacciona con la matriz del suelo y, con el tiempo, las reacciones se van haciendo cada vez menos reversibles hasta quedar el fósforo adsorbido en forma no lábil.

Producción de fitomasa

Se detectó una interacción significativa entre las accesiones y los niveles de fósforo, solamente para la producción de fitomasa del primer corte (Figura 1).

Solo en la fitomasa del residuo existieron diferencias significativas entre las accesiones,

Cuadro 3. P-Olsen medido en los tratamientos de fósforo en el suelo.

Table 3. P-Olsen measured in the soil phosphorus treatments.

Nivel de fósforo	Fósforo (ppm P-Olsen) Día experimental 1	Fósforo (ppm P-Olsen) Día experimental 80	Fósforo (ppm P-Olsen) Día experimental 151
1	3,2	2,8	2,5
2	4,2	3,9	3,8
3	5,1	4,9	4,1
4	7,5	6,8	5,8
5	12,7	8,8	8,2
6	23,8	17,7	13,8

FUENTE: Laboratorio de Suelos. Instituto de Ingeniería Agraria y Suelos. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Austral de Chile.

donde la accesión 2A presentó valores estadísticamente superiores a las accesiones 3A y 3B. La fertilización con fósforo aumentó significativamente la producción de fitomasa de las accesiones (Cuadro 4).

El incremento en producción de materia seca de las accesiones, con el aumento progresivo de la fertilización con fósforo, concuerda con lo reportado por Meharg *et al.* (1994), quienes mostraron cómo niveles crecientes de fósforo aplicados con una solución nutritiva aumentaron

la producción de biomasa en macollos de *H. lanatus*. En el mismo sentido, Van Duren y Van Andel (1997), encontraron que la adición de fósforo al suelo aumentó la producción de materia seca en *H. lanatus*. Macpherson y Martin (1994), por otro lado, obtuvieron bajos valores de materia seca en macollos de *H. lanatus* cuando no se agregó fósforo al suelo.

Para el primer corte, la Figura 1 muestra que en general las seis accesiones respondieron aumentando la producción de fitomasa con el

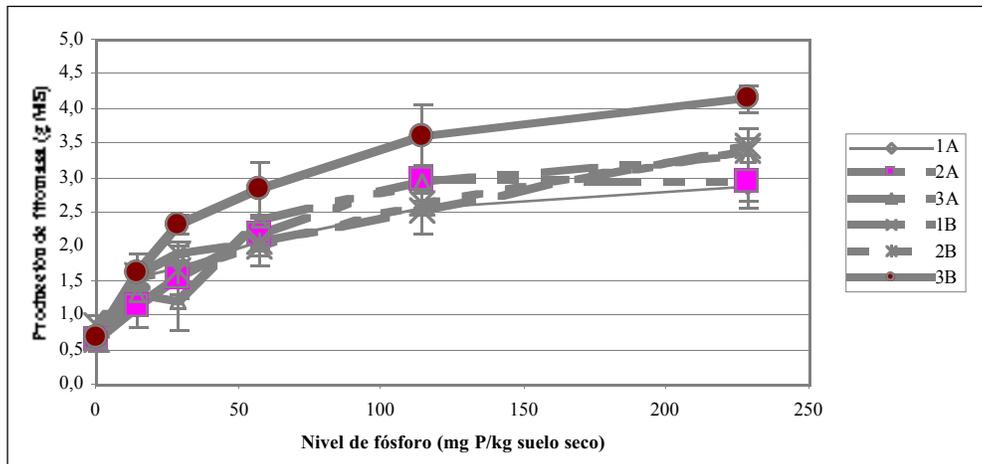


Figura 1. Variación del rendimiento de las accesiones con respecto a un incremento de la disponibilidad de fósforo en el suelo medida en el primer corte.

Figure 1. Herbage mass variation of the accessions with increasing soil phosphorus availability measured at the first cut.

Cuadro 4. Rendimiento (g MS³/maceta) de las accesiones en cada corte y en cada nivel de fósforo durante el experimento.

Table 4. Herbage mass produced (g DM/pot) by the accessions at each cutting event and each soil phosphorus level during the experiment.

	Accesiones						Signif. ¹
	1A	2A	3A	1B	2B	3B	
Corte 1 ²	1,9	1,9	2,0	2,0	2,0	2,5	
Corte 2	1,8	2,0	1,9	1,9	2,0	2,2	n.s.
Corte 3	1,4	1,4	1,5	1,2	1,5	1,5	n.s.
Residuo	2,0ab	2,3a	1,7b	1,9ab	1,9ab	1,7b	*
Total	7,0	7,8	7,1	7,3	7,8	8,0	n.s.
	Niveles de fósforo						
	1	2	3	4	5	6	
Corte 1 ²	0,7	1,5	1,7	2,2	2,8	3,4	
Corte 2	1,3d	1,9bc	1,7c	2,0b	2,2b	2,6a	***
Corte 3	0,9d	1,2cd	1,4c	1,4bc	1,7ab	2,0a	***
Residuo	1,1c	1,7b	2,0b	2,0b	2,0b	2,6a	***
Total	4,1e	6,2d	7,0d	7,9c	8,9b	10,7a	***

Promedios con distintas letras en cada fila presentan diferencias significativas.

¹ * = P < 0,05; *** = P < 0,001; n.s. = P > 0,05.

² Interacción significativa (P < 0,05), véase Figura 1.

³ MS = Materia seca.

incremento progresivo de la fertilización con fósforo. Se observa también que la accesión 3B mostró los valores más altos de fitomasa a partir del nivel 3 de fósforo.

Las diferencias obtenidas entre las accesiones en los niveles 3, 4, 5 y 6 de fósforo reflejarían la interacción significativa. Esta interacción se explicaría debido a que la accesión 3B tuvo una respuesta diferenciada en producción de materia seca con respecto a las restantes accesiones, en los niveles más elevados de fósforo. La Figura 1 sugiere que en la medida que aumentó el fósforo disponible en el suelo, la accesión 3B lo utilizó en forma más exhaustiva que las otras accesiones, reflejándose esto en una mayor producción de materia seca. Sin embargo, este comportamiento no se expresó en los otros

cortes. La respuesta de la accesión 3B concuerda con los resultados de Van de Vijver *et al.* (1993), quienes encontraron un mayor grado de plasticidad en especies que provenían de suelos con baja fertilidad, que aquellas provenientes de suelos con mayor fertilidad. Este comportamiento no se repitió, para esta variable, a lo largo del experimento. Meharg *et al.* (1994), encontraron diferencias en las respuestas de genotipos de *H. lanatus* al ser sometidos a diferentes niveles de fósforo, en cuanto a la producción de biomasa de los macollos y a la producción de biomasa total. Sin embargo, opuesto a este trabajo, las diferencias entre genotipos se obtuvieron cuando el fósforo fue limitante.

Cuadro 5. Concentración de fósforo foliar (% de la MS) para cada accesión y cada nivel de fósforo.

Table 5. Leaves phosphorous concentration (% of the DM) for each accession and each phosphorus level.

Accesiones						
1A	2A	3A	1B	2B	3B	Signif. ¹
0,080ab	0,078b	0,075b	0,082ab	0,080ab	0,087a	*
Niveles de fósforo						
1	2	3	4	5	6	
0,068e	0,076d	0,078cd	0,083bc	0,085b	0,092a	***

Promedios con distintas letras en cada fila presentan diferencias significativas.

¹ *= $P<0,05$; ***= $P<0,001$

Contenido de fósforo foliar

Existieron diferencias significativas entre accesiones. La accesión 3B mostró el mayor contenido de fósforo foliar, difiriendo significativamente de las accesiones 2B, 3A y 2A. Las accesiones 1A y 1B no fueron diferentes entre sí, ni tampoco con las restantes accesiones. En la medida que la disponibilidad de fósforo aumentó en el suelo, las concentraciones de este elemento en la planta se incrementaron (Cuadro 5). Para esta variable no se detectó una interacción significativa entre las accesiones y los niveles de fósforo.

Se sugiere que los menores contenidos de fósforo foliar en las accesiones que crecieron en niveles restrictivos de fósforo en el suelo, se deberían a la combinación de una menor absorción de este nutriente, debido a su déficit en el suelo, y a un aumento proporcional de la movilización de biomasa hacia las raíces. Esto último ha sido reportado por Meharg *et al.* (1994), en genotipos de *H. lanatus* sometidos a una deficiencia del fósforo disponible en el sustrato, los que movilizaron más biomasa hacia las raíces, de manera que las plantas aumentaron la superficie de absorción de sus raíces.

Resultados similares obtuvieron Meharg y Macnair (1990) y Macpherson y Martin (1994), quienes encontraron que la concentración de fósforo en macollos de *H. lanatus* aumentó cuando se agregó fósforo al suelo. Duru *et al.* (2004), por otro lado, encontraron que la aplicación de fósforo al suelo incrementó significativamente el contenido de fósforo en plantas de *Dactylis glomerata* L. y *Festuca rubra*

L.

Tisdale *et al.* (1993), señalan que las concentraciones normales de fósforo en la mayoría de las plantas varían entre 0,1 y 0,4% de la materia seca, valores que son altos al ser comparados con los resultados de fósforo foliar obtenidos en el presente estudio. Los valores obtenidos se atribuyen a que las mediciones del contenido de fósforo foliar, se obtuvieron del total del material vegetal recolectado por maceta, incluyendo el residuo, el cual correspondió alrededor de un 20% del total y éste poseía un alto porcentaje de material muerto.

Crecimiento horizontal

En los tres cortes existieron diferencias significativas entre las accesiones. En el primer corte, las accesiones 3B, 3A y 2B mostraron los valores más elevados, siendo estadísticamente diferentes a 1A y 2A. En el segundo corte la accesión 3B presentó el mayor crecimiento, al igual que en el primer corte, y los menores valores lo presentaron las accesiones 1A y 2A. En el tercer corte, las diferencias fueron menores. Las accesiones 3B, 2B, 3A y 2A fueron estadísticamente superiores a la accesión 1A.

El nivel de fertilización con fósforo afectó significativamente el crecimiento horizontal sólo en los dos primeros cortes. En el corte 1 se observa claramente el efecto del fósforo, en donde los valores de crecimiento horizontal aumentan junto al incremento en el nivel de fósforo. En el segundo corte, no se encontró una relación entre nivel de fósforo y crecimiento horizontal, presentando el segundo nivel de

Cuadro 6. Crecimiento horizontal (cm) de las accesiones en cada corte y cada nivel de fósforo durante el experimento.

Table 6. Horizontal growth (cm) by the accessions at each cutting event and each soil phosphorus level during the experiment.

	Accesiones						Signif. ¹
	1A	2A	3A	1B	2B	3B	
Corte 1	11,0c	10,7c	13,0ab	11,9bc	12,8ab	13,8a	***
Corte 2	7,8d	8,4cd	9,8b	9,5bc	9,4bc	11,4a	***
Corte 3	10,9b	13,0a	13,2a	12,3ab	13,5a	13,6a	*
	Niveles de fósforo						
	1	2	3	4	5	6	
Corte 1	7,6e	11,3d	11,9cd	13,0bc	14,0b	15,5a	***
Corte 2	9,1b	11,2a	9,5b	9,2b	9,0b	8,2b	***
Corte 3	11,6	12,6	12,8	13,3	13,0	13,3	n.s.

Promedios con distintas letras en cada fila presentan diferencias significativas.

¹ * = P < 0,05; *** = P < 0,001; n.s. = P > 0,05

fósforo un valor más alto que los otros cinco niveles, que a su vez no difirieron entre ellos (Cuadro 6). Para esta variable no existió interacción significativa entre accesiones y niveles de fósforo.

Las diferencias obtenidas en el crecimiento horizontal entre las accesiones estaría explicada por una combinación del hábito de crecimiento y la elongación de los macollos. Las menores diferencias entre los niveles de fósforo, obtenidas en los cortes 2 y 3 con respecto al primero, se deben a que el fósforo fue utilizado por las plantas y adsorbido por el suelo a lo largo del experimento, lo que fue más marcado al aumentar el nivel de fósforo disponible en el suelo (Cuadro 3).

Hábito de crecimiento

El Cuadro 7 muestra que en los tres cortes hubo diferencias significativas entre las accesiones. La accesión 3A presentó el crecimiento más erecto en los tres cortes. Por otra parte las accesiones 1B y 3B estuvieron consistentemente entre las accesiones más prostradas.

Los niveles crecientes de fósforo modificaron significativamente el hábito de crecimiento de

las accesiones en los tres cortes. En general, a mayor nivel de fósforo disponible en el suelo, el crecimiento fue más erecto. No se detectó interacción significativa entre accesiones y niveles de fósforo.

La diferencia entre los ángulos que forman los macollos con respecto al suelo, en los tratamientos con los diferentes niveles de fósforo, no superaron los 10°, variación que es baja y que se explica por el mayor crecimiento de las accesiones debido a los mayores niveles de fósforo en el suelo y no a un cambio en el hábito de crecimiento de la especie. Alicino y Arturi (2002), señalan que las características de arquitectura de las especies pratenses, entre ellas el crecimiento horizontal, el hábito de crecimiento y la altura sin disturbar; son de baja heredabilidad y son por lo tanto afectadas por cambios ambientales, lo cual explicaría el efecto que muestran los crecientes niveles de fósforo en estas variables.

Altura sin disturbar

Existieron diferencias de altura entre las accesiones. La accesión 3A mostró las mayores alturas en los tres cortes y en general las accesiones 1B y 3B fueron las que mostraron

Cuadro 7. Hábito de crecimiento (°) de las accesiones en cada corte y cada nivel de fósforo durante el experimento.

Table 7. Growth habit (°) by the accessions at each cutting event and each soil phosphorus level during the experiment.

	Accesiones						Signif. ¹
	1A	2A	3A	1B	2B	3B	
Corte 1	29,1b	31,8b	36,4a	31,0b	29,5b	28,3b	**
Corte 2	34,9b	34,7b	43,4a	29,4c	38,4b	29,8c	***
Corte 3	44,8b	45,0b	55,2a	38,4c	45,7b	36,5c	***
	Niveles de fósforo						
	1	2	3	4	5	6	
Corte 1	25,7d	28,0cd	30,6bc	31,5abc	34,8ab	35,5a	***
Corte 2	31,8b	35,3ab	32,4b	34,9ab	38,2a	37,9a	**
Corte 3	39,7c	43,2bc	43,6abc	44,8ab	46,0ab	48,5a	*

Promedios con distintas letras en cada fila presentan diferencias significativas.

¹ *=P<0,05; **=P<0,01; ***=P<0,001

las menores alturas. Los niveles de fósforo afectaron significativamente la altura de las accesiones en los tres cortes, a mayor nivel de fósforo, mayor fue la altura de las accesiones (Cuadro 8). Para esta variable no se encontró una interacción significativa entre ambos factores.

La respuesta obtenida es concordante con lo esperado, en el sentido que todas las especies de gramíneas incrementan, en grado variable, la altura de sus macollos con un mayor nivel de fertilización fosforada (Hutchings y De Kroon, 1994).

Número de macollos por maceta

Existieron diferencias significativas en el número de macollos de las diferentes accesiones. Las accesiones 3A, 2A y 1A generaron el mayor número de macollos por maceta y las accesiones 1B, 2B y 3B el menor número de macollos por maceta, no obstante las diferencias entre las accesiones 2A, 1A, 1B y 2B no fueron significativas. El nivel de fertilización con fósforo afectó el número de macollos con una tendencia a aumentar el número de macollos por maceta con el aumento del nivel de fertilización. El nivel 6 de fósforo muestra el mayor número de macollos y en el otro extremo el nivel 1 de

fósforo muestra el menor número (Cuadro 9). No se detectó una interacción significativa entre las accesiones y los niveles de fósforo en el número de macollos.

El mayor número de macollos generados por las accesiones con el aumento de los niveles de fósforo en el suelo, concuerda con lo reportado por Chapin *et al.* (1982), quienes obtuvieron un aumento en el número de macollos en especies de *Chionochloa*, cuando fueron sometidas a crecientes niveles de fósforo en solución. Duru *et al.* (2004), también encontraron que la adición de fósforo al suelo incrementó la densidad de macollos en *D. glomerata* y *F. rubra*.

Variables evaluadas a nivel de macollo

Se obtuvo diferencias significativas entre las accesiones en el largo de macollo. La accesión 2B presentó el mayor largo de macollo. Las accesiones 1B y 1A presentaron los macollos más cortos, sin embargo la accesión 1B no difirió significativamente de las accesiones 3B, 3A y 2A. Se detectaron diferencias significativas entre accesiones en el largo de lámina. Los menores valores los presentaron las accesiones 2A, 3B, 1A y 1B, las cuales se diferenciaron significativamente de la accesión 2B que tuvo el mayor valor. Para el ancho de lámina también

Cuadro 8. Altura sin disturbar (cm) de las accesiones en cada corte y cada nivel de fósforo durante el experimento.

Table 8. Undisturbed plant height (cm) by the accessions at each cutting event and each soil phosphorus level during the experiment.

	Accesiones						Signif. ¹
	1A	2A	3A	1B	2B	3B	
Corte 1	4,0cd	4,7b	5,2a	4,0cd	4,0c	3,6d	***
Corte 2	4,9cd	5,3bc	6,7a	4,4d	5,6b	4,3d	***
Corte 3	6,7b	6,1b	8,6a	4,8c	6,8b	4,9c	***
	Niveles de fósforo						
	1	2	3	4	5	6	
Corte 1	3,5d	4,0c	4,0c	4,2c	4,7b	5,2a	***
Corte 2	4,2e	4,6de	5,0cd	5,4bc	5,8ab	6,3a	***
Corte 3	4,9d	5,5cd	6,5bc	6,0bc	6,9ab	8,0a	***

Promedios con distintas letras en cada fila presentan diferencias significativas.

¹ ***= $P<0,001$

existieron diferencias entre accesiones. Las accesiones 2B, 2A y 1A presentaron mayores anchos de lámina que la accesión 1B. Las accesiones 3A y 3B no difirieron estadísticamente del primer ni del segundo grupo. En el peso de las láminas la accesión 2B presentó los mayores valores de materia seca. Las accesiones 1A, 3A y 1B presentaron los menores valores. En el peso de la vaina las accesiones 2B y 3B presentaron los mayores valores de materia seca y difirieron significativamente de las accesiones 1B, 1A, 2A y 3A, las cuales no presentaron diferencias significativas entre sí. En la tasa de aparición

de hojas las accesiones 3A y 1A mostraron valores significativamente superiores a la accesión 3B. La fertilización con fósforo no afectó las variables medidas a nivel de macollo, con la excepción del peso de la vaina y la tasa de aparición de hojas. Se encontró una tendencia a un aumento de la materia seca de la vaina con el aumento progresivo de los niveles de fósforo. Los niveles 5 y 6 de fósforo presentaron los mayores valores y los niveles 1, 2, 3 y 4, los menores valores, sin embargo no hubo diferencia estadística entre los niveles 4 y 5. Para la tasa de aparición de hojas el primer nivel de fósforo difiere significativamente del sexto nivel de

Cuadro 9. Número de macollos de las accesiones por maceta (n°/maceta).

Table 9. Number of tillers of the accessions per pot (n°/pot).

	Accesiones						Signif. ¹
	1A	2A	3A	1B	2B	3B	
	54,0ab	54,8ab	60,1a	48,9bc	46,3bc	45,5c	***
	Niveles de fósforo						
	1	2	3	4	5	6	
	36,9c	47,2b	53,7b	51,0b	53,3b	67,6a	***

Promedios con distintas letras en cada fila presentan diferencias significativas.

¹ ***= $P<0,001$

fósforo, presentando una menor tasa de aparición de hojas (Cuadro 10). En ninguna de las variables evaluadas a nivel de macollo se encontró interacción significativa entre las accesiones y los niveles de fósforo.

El mayor número de macollos generados por las accesiones con el aumento de la fertilización con fósforo (Cuadro 9), explica en gran medida las diferencias obtenidas en la producción de materia seca medida a nivel de planta entre niveles de fósforo.

El efecto positivo de la fertilización con fósforo en el peso de la vaina de cada macollo, permitió que la accesión 3B presentara los mayores valores de materia seca a nivel de planta, en los tratamientos con mayor nivel de fósforo en el suelo, ya que esta accesión presentó, en general, el menor número de macollos por maceta, y por lo tanto la mayor producción de materia seca no se explicó solamente por la mayor generación de macollos, como ocurrió en las restantes accesiones, sino

Cuadro 10. Variables evaluadas a nivel de macollo.
Table 10. Evaluated variables at tiller level.

	Accesiones						Signif. ¹
	1A	2A	3A	1B	2B	3B	
LM (mm)	147,7c	184,8b	192,2b	165,5bc	231,0a	191,3b	***
LL (mm)	103,7c	123,7bc	133,2ab	102,3c	156,5a	117,9bc	***
AL (mm)	4,4ab	4,6ab	4,3abc	3,8c	4,8a	4,2bc	*
PL (mg)	20cd	30b	20cd	10d	50a	30b	***
PV (mg)	18b	16b	14b	19b	26a	25a	***
TAH (gd)	258,4a	228,3ab	265,8a	223,9ab	223,5ab	182,5b	**
	Niveles de fósforo						
	1	2	3	4	5	6	
LM (mm)	164,8a	186,4a	188,4a	183,5a	201,1a	188,2a	n.s.
LL (mm)	110,7a	121,3a	123,1a	129,2a	135,8a	117,2a	n.s.
AL (mm)	4,30a	4,4a	4,2a	4,3a	4,4a	4,5a	n.s.
PL (mg)	28a	30a	30a	29a	32a	33a	n.s.
PV (mg)	16c	16c	17c	19bc	24ab	26a	**
TAH (gd)	268,9a	223,9ab	220,0ab	254,1ab	213,6ab	201,8b	*

Claves:

LM=Largo de macollo.

LL=Largo de lámina.

AL=Ancho de lámina.

PL=Peso de lámina.

PV=Peso de vaina.

TAH=Tasa de aparición de hojas (grados días).

Promedios con distintas letras en cada fila presentan diferencias significativas.

¹ * = P < 0,05; ** = P < 0,01; *** = P < 0,001; n.s. = P > 0,05.

que fue más bien explicado por el mayor peso de la vaina de cada macollo. De esto se deduce que puede existir una compensación entre características de las accesiones, que explican el aumento en producción de fitomasa al aumentar el nivel de fósforo en el suelo.

CONCLUSIONES

Existen diferencias fenotípicas a nivel de planta y de macollo entre las accesiones de *H. lanatus* colectadas en suelos con niveles contrastantes de fósforo disponible. Las accesiones respondieron consistentemente a la aplicación de fósforo en todas las variables medidas a nivel de planta y en las variables peso de la vaina y tasa de aparición de hojas medidas a nivel de macollo. Sin embargo, la aplicación de fósforo no tuvo un efecto en las variables largo del macollo, largo y ancho de lámina y peso de la lámina, medidas a nivel de macollo. A pesar de haber existido interacción significativa entre accesiones y niveles de fósforo, para producción de materia seca del primer corte, no se puede concluir que la accesión 3B sea un ecotipo de *H. lanatus* adaptado a niveles altos de fósforo en el suelo, ya que en las restantes variables evaluadas no se encontraron interacciones significativas y por lo tanto el comportamiento de esta accesión no fue consistente. Por lo tanto las accesiones 1A, 2A y 3A, colectadas en suelos con altos niveles de fósforo y las accesiones 1B, 2B y 3B, colectadas en suelos con bajos niveles de fósforo, basarían su presencia en suelos con niveles contrastantes de fósforo disponible en la plasticidad que posee *H. lanatus*.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado y es parte del Proyecto FONDECYT 1000429, "Estudio de la variabilidad y plasticidad de las gramíneas pratenses nativas y naturalizadas del sur de Chile: *Bromus valdivianus* Phil., *Holcus Lanatus* L. y *Agrostis capillaris* L."

BIBLIOGRAFIA

- AULICINO, M.; ARTURI, M. 2002. Phenotypic diversity in Argentinian populations of *Bromus catharticus* (Poaceae). Genetic and environmental components of quantitative traits. *New Zealand Journal of Botany* 40: 223 - 233.
- CHAPIN, F.; FOLLETT, J.; O'CONNOR, K. 1982. Growth, phosphate absorption, and phosphorus chemical fractions in two *Chionochloa* species. *Journal of Ecology* 70: 305 - 321.
- DURU, M.; CRUZ, P.; MAGDA, D. 2004. Using plant traits to compare sward structure and composition of grass species across environmental gradients. *Applied Vegetation Science* 7: 11 - 18.
- GASTO, J. 1979. Ecología, el hombre y la transformación de la naturaleza. Santiago, Chile. Universitaria. 573 p.
- GASTO, J.; GALLARDO, S.; CONTRERAS, D. 1987. Caracterización de los pastizales de Chile. Reinos, Dominios y Provincias. Sistemas de Agricultura. Teoría - Avances. Santiago, Chile. 92 p.
- HUTCHINGS, M.; DE KROON, H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25: 159 - 236.
- LOPEZ, I.; BALOCCHI, O.; LAILHACAR, P.; OYARZUN, C. 1997. Caracterización de sitios de crecimiento de seis especies pratenses nativas y naturalizadas del dominio húmedo de Chile. *Agro Sur* 25 (1): 62 - 80.
- LOPEZ, I.; VALENTINE, I. 2003. Rol de la diversidad pratense y de los grupos funcionales de especies sobre la condición de la pradera y su estabilidad. *Agro Sur* 31: 60 - 76.
- MACPHERSON, S.; MARTIN, M. 1994. Effects of phosphate additions to soil on lead and phosphate concentrations of *Holcus lanatus* grown on lead amended soil. *Chemosphere* 29 (12): 2571 - 2581.
- MEHARG, A.; BAILEY, J.; BREADMORE, K.; MACNAIR, M. 1994. Biomass allocation, phosphorus nutrition and vesicular - arbuscular mycorrhizal infection in clones of Yorkshire Fog, *Holcus lanatus* L. (Poaceae) that differ in their phosphate uptake kinetics and tolerance to arsenate. *Plant and Soil* 160: 11 - 20.
- MEHARG, A.; MACNAIR, M. 1990. An altered phosphate uptake system in arsenate - tolerant *Holcus lanatus* L. *New Phytologist* 116: 29 - 35.
- PINOCHE, D. 1996. Estrategias de fertilización fosforada en praderas. In Latrille, L. (ed). Producción Animal. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias, Instituto de Producción Animal. Serie B - 20. Uniprint. pp:

- 177 – 198.
- ROMERO, M.; CASANOVA, A.; ITURRA, G.; REYES, A.; MONTENEGRO, G.; ALBERDI, M. 1999. Leaf anatomy of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) from the Maritime Antarctic and its plastic response to changes in the growth conditions. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 411 – 425.
- SULTAN, S. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21 : 127 – 178.
- TEUBER, N. 1996. La pradera en el llano longitudinal de la X Región (Valdivia – Chiloé). In Ruiz, I. (ed). *Praderas para Chile*. 2ª ed. Santiago, Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Ministerio de Agricultura. pp: 535 – 544.
- TISDALE, S.; NELSON, W.; BEATON, J.; HAVLIN, J. 1993. Soil fertility and fertilizers. 5th ed. New Jersey, United States of America. Prentice Hall. 634 p.
- VALDES, C. 2002. Caracterización y variabilidad agronómica mediante atributos fenotípicos de accesiones de *Holcus lanatus* L. colectadas en la Décima Región, Chile. Tesis Lic. Agr. Valdivia, Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias. 144 p.
- VAN DE VIJVER, C.; BOOT, R.; POORTER, H.; LAMBERS, H. 1993. Phenotypic plasticity in response to nitrate supply of an inherently fast – growing species from a fertile habitat and an inherently slow – growing species from an infertile habitat. *Oecologia* 96: 548 – 554.
- VAN DUREN, I.; VAN ANDEL, J. 1997. Nutrient deficiency in undisturbed, drained and rewetted peat soils tested with *Holcus lanatus*. *Acta Botanica Neerlandica* 46 (4): 377 – 386.