

# EL PROCESO DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE GRAMÍNEAS FORRAJERAS COMO BASE PARA EL MANEJO DE LA DEFOLIACIÓN

Ings. Agrs. Colabelli, M. (1), Agnusdei, M. (2), Mazzanti, A.+(\*) y Labreveux, M. (3). 1998. Boletín Técnico N° 148. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Centro Regional Buenos Aires Sur, Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, Prov. Bs.As., Argentina  
(1) Fac. de Ciencias Agrarias, UNMDP. Balcarce, Prov. Bs. As.  
(2) Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, INTA.  
(3) Escuela de Posgrado en Prod. Animal. FCA, UNMDP.

[www.produccion-animal.com.ar](http://www.produccion-animal.com.ar)

Volver a: [Sistemas de pastoreo](#)

## ÍNDICE

### RESUMEN

#### 1. INTRODUCCIÓN

##### 1.1 Planteo general del problema

##### 1.2 Enfoque y justificación

#### 2. Morfología de gramíneas

#### 3. Morfogénesis de gramíneas forrajeras y estructura de las pasturas

#### 4. Efecto de los factores ambientales sobre los procesos morfogenéticos y variables estructurales de las pasturas

##### 4.1. Efecto de la temperatura

##### 4.2. Efectos de factores controlables sobre la expansión del área foliar

###### 4.2.1. Agua

###### 4.2.2. Nitrógeno

###### 4.2.3. Calidad de la luz

#### 5. Características morfogenéticas de las plantas y su relación con la defoliación

##### 5.1. La tasa de aparición de hojas como determinante de la estructura y dinámica de las pasturas

##### 5.2. Adaptación de las especies a la defoliación según sus límites morfogenéticos para rebrotar.

**Palabras clave:** gramíneas forrajeras, crecimiento, morfogénesis, adaptación a la defoliación.

**Key words:** grasses, growth, morphogenesis, adaptation to defoliation.

## RESUMEN

En el presente Boletín se analizan los principales procesos concernientes a la ecofisiología del crecimiento de gramíneas forrajeras, a partir de los cuales se establecen criterios para el manejo de la defoliación por corte o pastoreo.

Inicialmente se describen los mecanismos de generación y expansión del área foliar, así como la dinámica de producción y muerte de tejido (morfogénesis). A continuación se discute el rol modelador de los factores ambientales sobre las variables morfogenéticas de las plantas y estructurales de la pastura, y se integra el desarrollo fisiomorfológico de las plantas con el impacto de la defoliación.

Se definen tres tipos morfogenéticos según la vida media foliar y capacidad de macollaje, componentes estos que determinan mayoritariamente la adaptación de las distintas especies a la defoliación.

Las diferencias entre tipos morfogenéticos en cuanto a la dinámica de generación, expansión y senescencia de tejido, justifican la necesidad de aplicar manejos especializados de defoliación como estrategia de uso eficiente del forraje.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. PLANTEO GENERAL DEL PROBLEMA

La información disponible sobre la aptitud productiva de las especies forrajeras, se ha centrado principalmente en la cuantificación de la acumulación neta de forraje y su distribución estacional (Orbea y Carrillo, 1969; Mazzanti y Arosteguy, 1985; Mazzanti et al., 1992). Esta información constituye una herramienta primaria para avanzar en la programación y gestión de los sistemas de producción animal de la Pampa Húmeda. Información referida a la cuantificación de los perfiles estacionales de crecimiento de forraje de pasturas y pastizales en establecimientos de la región (Mazzanti, en prensa), agregan mayor precisión a la capacidad de predicción de la información previa, por cuanto proviene de mezclas de cultivares, en ambientes edafo-climáticos contrastantes y con diferen-

cias en el control realizado sobre los factores agronómicos que afectan la estabilidad y producción de forraje de las asociaciones de gramíneas y leguminosas.

Programar un manejo eficiente del pastoreo requiere, además, de la optimización simultánea de la producción de forraje y de la cosecha por el ganado, lo cual plantea un conflicto. El pastoreo severo asegura la cosecha eficiente del forraje, pero en ocasiones, puede reducir la producción de forraje al minimizar la subsiguiente captación de energía lumínica. El pastoreo liviano maximiza la producción primaria, pero a costa de que un porcentaje elevado de biomasa senesca y muera en lugar de ser consumido por los animales. El manejo óptimo de la defoliación resulta, entonces, del compromiso entre la necesidad de retener área foliar para fotosintetizar, y la necesidad de remover el tejido foliar antes de que una alta proporción senesca (Parsons, 1988).

Por ello, para diseñar sistemas de producción animal de alta eficiencia, se requiere de la comprensión de la dinámica del proceso de crecimiento de forraje en asociación a factores del ambiente, y del impacto del factor uso. El crecimiento aéreo de una cubierta vegetal puede ser descrito a partir de los procesos que determinan el emplazamiento del área foliar. El mismo está determinado genéticamente, y es regulado por factores del ambiente.

En este boletín se describen los procesos que determinan la expansión del área foliar para especies de gramíneas, y se proponen criterios para la agrupación de especies forrajeras en tipos morfogénicos según su aptitud para adaptarse a diferentes manejos de defoliación. Este material constituye una base conceptual para el Boletín Técnico N° 147, en el cual se retornan los elementos aquí presentados, y se discuten estrategias especializadas de utilización para pasturas y pastizales.

## 1.2. ENFOQUE Y JUSTIFICACIÓN

Las pasturas son entidades dinámicas en las cuales la producción y pérdida de forraje ocurren en forma simultánea (Hodgson et al., 1981), como consecuencia de los procesos de crecimiento y senescencia. Por ello, la cuantificación de los procesos de aparición, expansión y senescencia foliar a nivel de macollos de gramíneas (morfogénesis), brinda información básica para comprender la dinámica de la producción y pérdida de forraje.

Particularmente las gramíneas muestran un sincronismo entre la aparición de una hoja nueva y el comienzo de la senescencia de la hoja más vieja (Thomas y Stoddart, 1980), lo cual explica que la velocidad de producción de órganos foliares esté en relación directa con el crecimiento neto de la cubierta vegetal (crecimiento neto = crecimiento bruto -senescencia).

Por otro lado, dado que la temperatura es el principal factor climático que determina el desarrollo foliar (Anslow, 1966), la dinámica de producción y pérdida de forraje de las pasturas puede ser modelizada a partir de la relación entre la aparición de hojas y este factor. El conocimiento de las diferencias morfogénicas de las principales gramíneas forrajeras que integran las pasturas y pastizales de la región, es básico para la elaboración de estrategias eficientes de cosecha y para comprender los mecanismos adaptativos de estas especies para persistir ante diferentes regímenes de defoliación y en relación con su entorno competitivo.

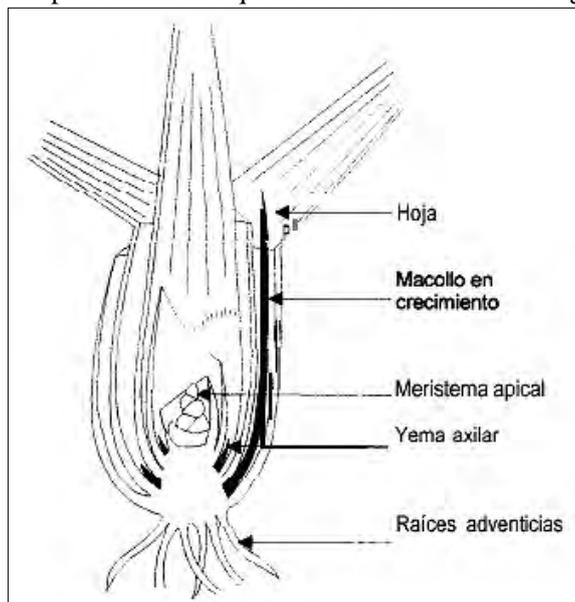
## 2. MORFOLOGÍA DE GRAMÍNEAS

El macollo de una gramínea representa una unidad morfofisiológica. Cada macollo está formado por la repetición de unidades similares denominadas fitómeros, diferenciadas a partir del mismo meristema apical.

El fitómero de una gramínea consiste de una hoja, nudo, entrenudo, meristema axilar y meristema intercalar. El número y longitud de los fitómeros determina variaciones en macollos individuales, y el arreglo espacial de macollos en una planta determina su estructura: macollos intravaginales generalmente dan una forma de crecimiento compacta, en tanto que macollos extravaginales determinan mayor distancia entre macollos dando una forma de crecimiento esparcida (Briske, 1991).

En un macollo, la diferenciación de células del meristema apical origina primordios de hoja y yemas axilares capaces de originar un nuevo macollo. Los primordios foliares continúan su desarrollo y forman una hoja la cual se hace visible por dentro del conjunto de vainas (Figura 1).

Figura 1. Representación esquemática de un macollo de gramínea.



Las hojas tienen un ciclo de vida limitado. Luego de crecer, cada hoja comienza a senescer y muere. Las gramíneas forrajeras tienen un máximo número de hojas vivas y llegado ese valor, por cada hoja nueva que se produce, la hoja más vieja muere (Davies, 1988). Por ejemplo, en raigrás perenne el promedio de hojas vivas por macollo raramente excede 3, y la aparición de una cuarta hoja tiende a ser contrabalanceada por la pérdida de la primera que se formó.

El primer macollo generalmente emerge de la axila de la primera hoja sobre el tallo principal, una vez que se acumulan dos hojas sucesivas expandidas (Robson *et al.*, 1988). Los macollos siguientes se ubican en una sucesión acropétala. Debido a que no todas las yemas tienen capacidad para desarrollar un nuevo macollo, Davies (1974) introdujo el concepto de 'site filling', definido como la capacidad de las yemas axilares para desarrollar un nuevo macollo. El mismo se expresa como el número de nuevos macollos por macollo por intervalo de aparición de hojas. 'Site filling' y tasa de aparición de hojas constituyen, por lo tanto, los factores internos que regulan el proceso de macollaje de una gramínea.

Los macollos desarrollados a partir de yemas axilares del tallo principal, se denominan macollos primarios, ellos producen macollos secundarios, y así sucesivamente. De esta manera, cada planta desarrolla una jerarquía de macollos.

Los cambios en longitud del día (pasaje de día corto a día largo) sumado a una exposición previa a bajas temperaturas, induce la diferenciación del meristema apical. Estas condiciones se dan normalmente a la salida del invierno, y a partir de ese momento comienza el desarrollo del estadio reproductivo. La inducción del ápice es un proceso que ocurre con cierta anticipación a la aparición de la inflorescencia (alrededor de 90 días).

Con la inducción se desencadenan cambios morfológicos y fisiológicos importantes. Junto con el desarrollo reproductivo, normalmente se acelera la aparición de hojas. Esto se debe a que la velocidad de formación de primordios de hoja es mayor que la de su aparición durante la etapa vegetativa, determinando generalmente una acumulación de primordios. El alargamiento de entrenudos acelera la velocidad de aparición de hojas, llevando a que en esta fase se incremente el número promedio de hojas vivas por macollo, respecto del número máximo durante la etapa vegetativa.

### 3. MORFOGÉNESIS DE GRAMÍNEAS FORRAJERAS Y ESTRUCTURA DE LAS PASTURAS

El término morfogénesis abarca los cambios estructurales que se producen a través del desarrollo de un organismo, y puede ser definido a partir de los procesos de formación, expansión y muerte de órganos (Chapman y Lemaire, 1993). Las variables morfogenéticas en un macollo de gramínea se relacionan, por lo tanto, a los siguientes procesos:

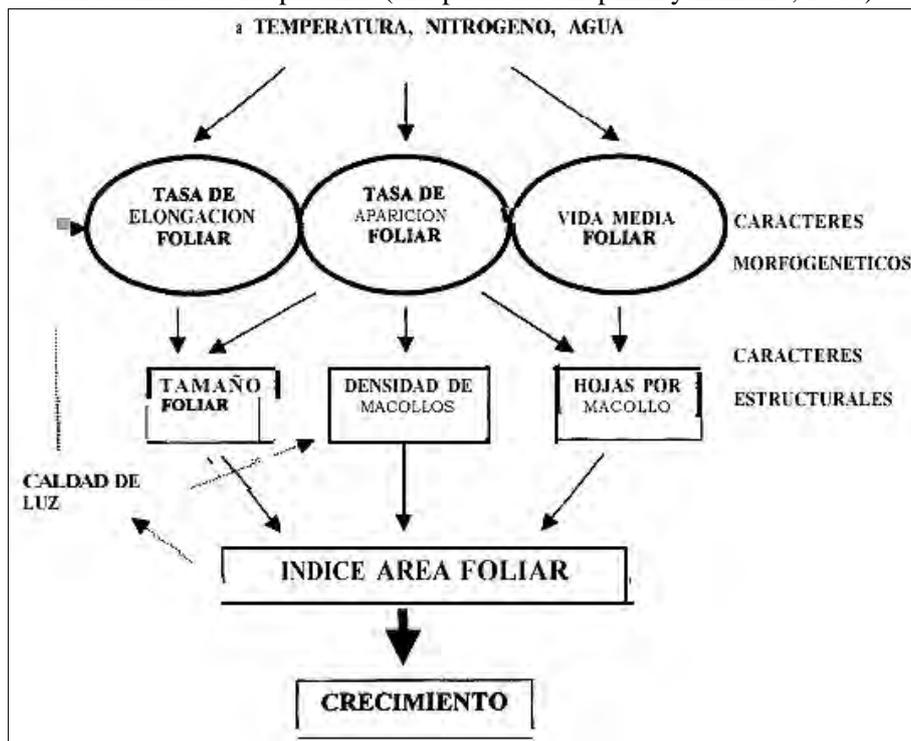
- ◆ **Tasa de aparición de hojas:** es el intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo. Dicho intervalo puede ser expresado en días. Sin embargo, debido a la estrecha relación con la temperatura (ver punto 4.1), puede ser calculado como suma térmica (producto del intervalo en días, por la temperatura media diaria del intervalo). En este caso, se denomina Filocrono y su unidad es grados día.
- ◆ **Tasa de elongación foliar:** se refiere al incremento en longitud de lámina verde en un intervalo de tiempo o de suma térmica. La elongación foliar es la principal expresión del crecimiento de una hoja. El ancho foliar presenta normalmente variaciones de menor magnitud.

♦ **Vida media foliar:** es el intervalo transcurrido entre la aparición de una hoja y el comienzo de la senescencia. Puede ser expresada como número de intervalos de aparición de hojas. Las hojas tienen una vida limitada, siendo ésta una característica relativamente estable para cada genotipo. Luego de crecer, cada hoja comienza a senescer y muere.

La tasa de aparición y elongación de hojas y la vida media foliar, son las variables que determinan mayoritariamente los cambios de estructura que experimentan los macollos en el transcurso de su desarrollo (Davies, 1988).

El producto de dichos cambios, determina las características estructurales de las pasturas: número de hojas vivas por individuo, densidad de macollos y tamaño de hojas. A su vez, estas últimas características definen el índice de área foliar de las pasturas, y con ello la capacidad de capturar energía lumínica para la fotosíntesis y abastecer funciones de crecimiento (Figura 2).

Figura 2. Relaciones entre características morfogénicas de /as plantas y variables estructurales de las pasturas (Adaptado de Chapman y Lemaire, 1993).



El esquema conceptual presentado en la Figura 2 permite establecer en primera instancia, las variables bajo control genético (morfogénicas) y su relación con la estructura de la pastura. En este sentido, puede observarse el rol central de la tasa de aparición de hojas, debido a que controla, en mayor o menor grado, todas las variables estructurales.

En la Figura 2 también puede observarse que las variables morfogénicas se encuentran bajo la influencia de factores ambientales controlables (nutrientes, agua) y no controlables (temperatura). Ello determina una incidencia indirecta de los mismos sobre la estructura de las pasturas, y con ello, sobre la expansión del área foliar.

#### 4. EFECTO DE LOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LOS PROCESOS MORFOGENÉTICOS Y VARIABLES ESTRUCTURALES DE LAS PASTURAS

El crecimiento y el desarrollo de las plantas están fuertemente controlados (estimulados o frenados) por las condiciones ambientales. Dentro del medio abiótico, la temperatura, la luz y la disponibilidad de agua y nutrientes se destacan por ser altamente determinantes de los mencionados procesos.

El balance de los estímulos y frenos al desarrollo y al crecimiento puede ser instantáneo o de mas largo plazo, y define los requerimientos energéticos y nutricionales (demanda) que tiene que proveer el sistema de asimilación básicamente a través de la fotosíntesis (oferta). Esto puede interpretarse como el resultado de la existencia de una jerarquía intrínseca propia del crecimiento y desarrollo de las plantas: las señales del medio abiótico son detectadas por la planta disparando un programa de morfogénesis. El cumplimiento del mismo dependerá de que el sistema de asimilación provea las demandas morfogénicas generadas.

Entre los factores del ambiente, la temperatura es el factor frente al cual las plantas responden en forma instantánea. Desde este punto de vista, la temperatura es la señal ambiental primaria que gradúa la demanda del programa morfogénico y la oferta del sistema de asimilación.

A continuación se desarrollarán aspectos centrales referentes al efecto de la temperatura en la morfogénesis de especies forrajeras y sus implicancias para la estructura de las pasturas. Posteriormente se describe el efecto de factores controlables (agua, nitrógeno, calidad de luz) sobre la expansión del área foliar.

#### 4.1. EFECTO DE LA TEMPERATURA

En principio, la velocidad de un proceso morfogénico es proporcional al incremento de temperatura, por encima de un umbral por sobre el cual la planta responde desarrollándose y/o creciendo. Por otro lado, en la medida en que un fenómeno dependa fundamentalmente de la temperatura, las predicciones de su evolución en función de esta variable serán mas precisas. Tal es el caso de la tasa de aparición de hojas para las gramíneas.

Como fue definido previamente, la tasa de aparición de hojas puede expresarse como Filocrono ( $^{\circ}$  C día). A manera de ejemplo, en raigrás perenne cada 11 (PC días aparece una nueva hoja mientras que en festuca alta cada 220 $^{\circ}$  C día (Lemaire, 1985).

Vale decir que a una temperatura diaria promedio de 10 $^{\circ}$  C, la velocidad de aparición de hojas es de alrededor de 1 cada 11 días en raigrás perenne y 1 cada 23 días en festuca. Dado que el número máximo de hojas vivas por macollo es aproximadamente 3 en el primero y 2,5 en la segunda, el comienzo de la senescencia después de un corte ocurre cerca del mes en raigrás y de los 55-60 días en festuca.

El Filocrono es una característica genotípica que, expresado como suma térmica, es un parámetro relativamente estable a variaciones ambientales para el caso de pasturas vegetativas (Anslow, 1966). Sin embargo, las condiciones contrastantes y los cambios fisiológicos de las plantas pueden determinar variaciones en dicho parámetro (Cuadro 1)

No obstante, la variabilidad dentro de genotipos es de menor magnitud que entre genotipos diferentes. En el Cuadro 1 puede observarse que los valores de Filocrono pueden duplicarse y hasta triplicarse cuando se compara distintos materiales genéticos.

Cuadro 1. Filocrono para distintas especies forrajeras y condiciones experimentales (Adaptado de Labreveux, 1998).

Genotipo	Filocrono	Autor	Condiciones Experimentales
<i>Bromus willdenowii</i> (cebadilla)	123	Hume, 1991	15 $^{\circ}$ C, PLA
	103	Labreveux, 1998	T: 8,7 a 14 $^{\circ}$ C, PLA
<i>Festuca arundinacea</i>	220	Lemaire, 1985	T: 14,5 $^{\circ}$ C
	168	Gao y Wilman, 1994	T: 8,7 a 14 $^{\circ}$ C, PLA
	204	Labreveux, 1998	
<i>Hordeum stenostachys</i>	200	Rodriguez Palma, 1998	T: 14,5 $^{\circ}$ C, pc
	179	Agnusdei et al., 1997	T: 5,5-17 $^{\circ}$ C
	185	Labreveux, 1998	T: 8,7 a 14 $^{\circ}$ C, PLA
<i>Lolium perenne</i>	140	Berenton et al, 1985	T: 6 $^{\circ}$ C
	110	Davies, 1993	
<i>Lolium multiflorum</i>	168	Hume, 1991	T: 14,5 $^{\circ}$ C
	114	Gao y Wilman, 1994	ONa250N
	160 a 107	Lattanzi et al., 1997	T: 14,5, pc
	157 a 185	Rodriguez Palma, 1998	T: 5,5-17 $^{\circ}$ C
	139	Agnusdei et al., 1997	T: 8,7 a 14, PLA
<i>Stipa neesiana</i>	149	Labreveux, 1998	
	290	Rodriguez Palma, 1998	T: 14,5, pc
	400	Agnusdei et al., 1997.	T: 5,5 a 17 $^{\circ}$ C
<i>Dactylis glomerata</i>	185	Labreveux, 1998	T: 8,7 a 17, PLA
	110	Calviere y Duru, 1995	T: 8,4 C, PLA
	85,120,160	Gounoy y Yu, 1980	T: 12y15 $^{\circ}$ C
<i>Falaris aquatica</i>	114	Labreveux, 1998	T: 8,7 a 14, PLA
	161	La breveux, 1998	T: 8,7 a 14, PLA
<i>Poa lanigera</i>	185	Labreveux, 1998	T: 8,7 a 14, PIA

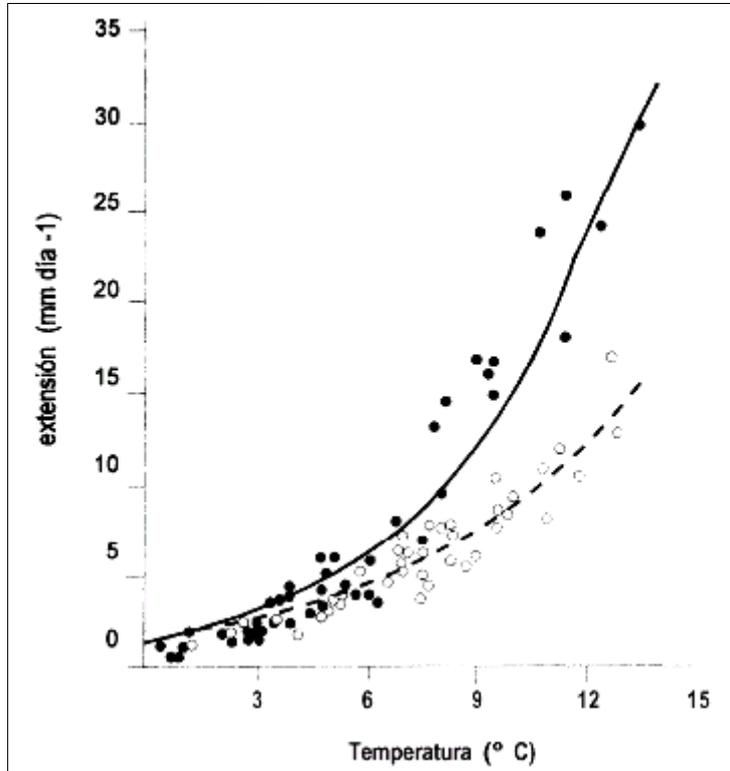
T: temperatura promedio del período; PLA: planta aislada; N: nivel de fertilización nitrogenada; pc: pastoreo continuo

La tasa de elongación foliar, al igual que la tasa de aparición de hojas, aumenta proporcionalmente con la temperatura. La relación entre ambas variables es generalmente exponencial (Figura 3), aunque estudios realizados en

rangos estrechos de temperaturas o períodos cortos de tiempo pueden mostrar una relación lineal, debido al efecto instantáneo de la temperatura sobre la elongación foliar.

Por otro lado, la Figura 3 muestra que para una misma temperatura la extensión foliar en primavera es mayor que la que se observa en otoño. Esto está asociado con el desarrollo reproductivo primaveral en las gramíneas templadas y con el efecto positivo de esta condición fisiológica sobre el crecimiento aéreo (Parsons, 1988).

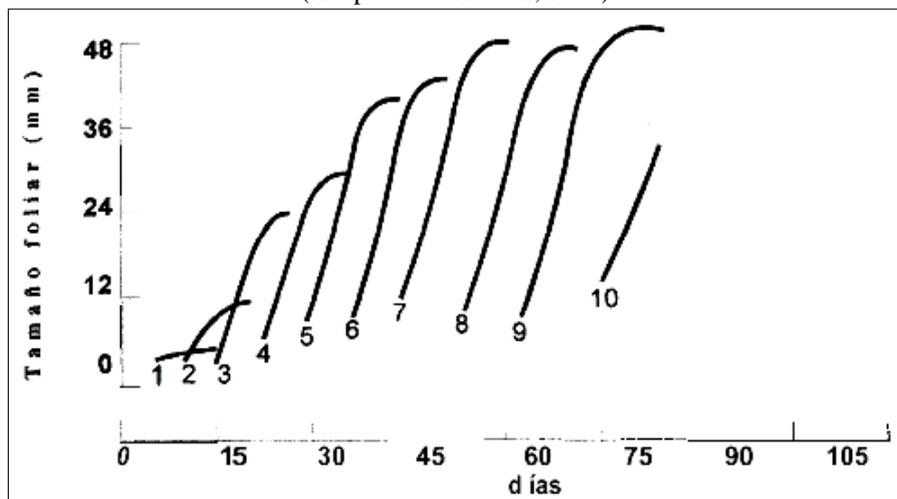
Figura 3. Relación entre Tasa de Elongación foliar y temperatura para condiciones de otoño (- - -) y primavera (•). Adaptado de Peacock, 1975.



En la medida que progresa estacionalmente el aumento de las temperaturas medias diarias, lo hacen también, y en forma simultánea, la velocidad de aparición foliar y la elongación. Dado que el número máximo de hojas por macollo tiende a ser un carácter relativamente constante para las especies, para que esto ocurra, la vida media de las hojas en los períodos de activo crecimiento debe ser más corta. Esto se traduce en un incremento de la tasa de senescencia foliar frente a aumentos de la temperatura y por lo tanto, el recambio de tejido se acelera.

Para una misma especie, el largo final de las hojas tiende a aumentar con el incremento de las temperaturas, lo cual ocurre conjuntamente con el alargamiento de los días y con el incremento de la radiación incidente (Figura 4). Del mismo modo, el tamaño final muestra un paulatino achicamiento a partir del acortamiento de los días, y de las tasas decrecientes de temperatura e irradiación que se suceden de pleno verano hacia el otoño.

Figura 4. Patrón de crecimiento foliar al inicio de la estación de crecimiento (Adaptado de Robson, 1974).



La importancia de comprender que existe una evolución estacional en el tamaño foliar radica en su impacto sobre el balance entre los flujos de crecimiento y senescencia y, por ende, en la cantidad de forraje cosechable de una pastura. Tomando el ejemplo de la Figura 4, puede observarse que las primeras 4 a 5 hojas son claramente mas cortas que el resto de las hojas formadas durante el rebrote. Dado que entre la aparición de una hoja y el momento en que esta comienza a senescer transcurre un determinado tiempo (vida media foliar), un macollo seguirá acumulando forraje vivo hasta que las hojas que mueren tengan un tamaño igual o superior al de las hojas mas nuevas.

## 4.2. EFECTO DE FACTORES CONTROLABLES SOBRE LA EXPANSIÓN DEL ÁREA FOLIAR

### 4.2.1. AGUA

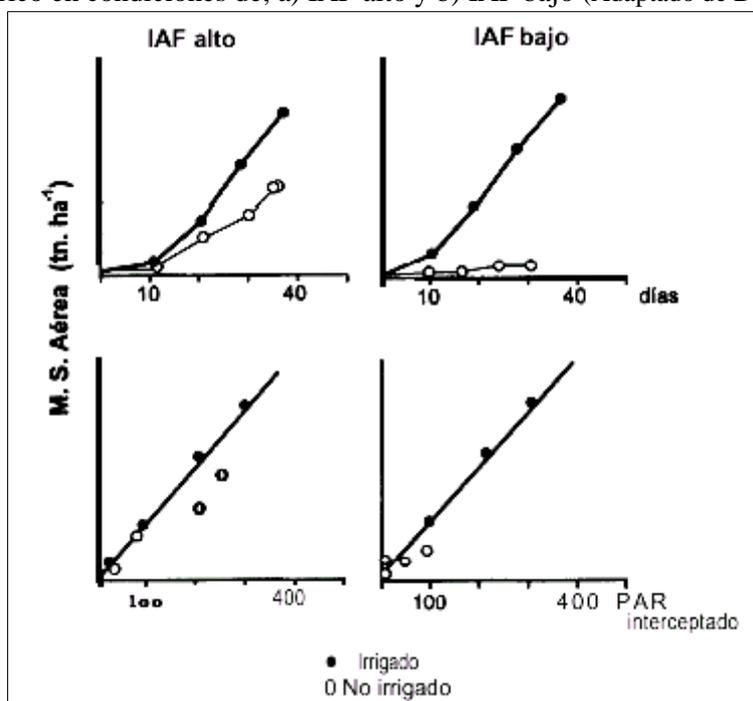
Las plantas responden al déficit hídrico con cambios morfológicos y fisiológicos que le permiten disminuir la pérdida de agua y mejorar el consumo de agua (Passioura, 1982). El déficit hídrico afecta negativamente la expansión del área foliar.

En general, la elongación celular es mas afectada por el déficit hídrico que la división de las células (Tumer y Begg, 1978). Esto se traduce en la reducción de la tasa de elongación foliar, que determina un menor tamaño de las hojas en cultivos carenciados en comparación con los cultivos crecidos en condiciones hídricas no limitantes.

En condiciones de deficiencia hídrica, se ha encontrado además una reducción de la tasa de macollaje y del número de hojas vivas por macollo, y un paralelo incremento de los procesos de senescencia de hojas y macollos (Turner y Begg, 1978). Por lo expuesto, la vida media foliar tiende a ser mas corta y las pasturas menos densas en las condiciones señaladas.

El conjunto de efectos del déficit hídrico sobre las variables morfogenéticas a nivel de macollo y variables estructurales de las pasturas, determina una fuerte incidencia sobre el desarrollo del IAF. Por consiguiente, una parte importante de la reducción de la tasa de crecimiento de una pastura puede ser explicada a partir de la menor cantidad de energía lumínica interceptada por cultivos carenciados en agua en comparación con cultivos alimentados a niveles no limitantes

Figura 5. Crecimiento (MS.ha<sup>-1</sup>) e Intercepción de radiación de una pastura de alfalfa sometida a estrés hídrico en condiciones de; a) IAF alto y b) IAF bajo (Adaptado de Durand, 1987)



Inversamente a lo que ocurre con el crecimiento de la parte aérea, el crecimiento radical generalmente se incrementa en proporción a aquel, determinando un aumento de la relación raíz-parte aérea (Gales, 1979).

La modificación de la relación raíz-parte aérea se explicaría a partir de que el déficit hídrico reduce el crecimiento aéreo con anticipación a la manifestación de reducciones en la capacidad fotosintética de las hojas (Tumer y Begg, 1978). Esto determina un incremento de asimilatos disponibles, que son utilizados en esta situación en mayor proporción para el crecimiento radical (Passioura, 1982).

En general, las especies muestran mayor crecimiento en profundidad de las raíces en respuesta a la sequía. Gales (1979) encontró que en *Lolium perenne* el crecimiento radical en los estratos superiores se vio significativamente reducido en condiciones de déficit hídrico. Dado que los estratos superiores del suelo son los primeros en secarse, y dado que es en ellos donde se encuentra la mayor proporción de nutrientes, las reducciones detectadas en crecimiento aéreo frente a condiciones de sequía pueden deberse tanto a un efecto directo de la misma como a deficiencias en la nutrición mineral, ya que los minerales no están disponibles por estar seco el horizonte más fértil (Jones, 1988).

#### 4.2.2. NITRÓGENO

El efecto de la nutrición con nitrógeno sobre la dinámica de la producción y muerte de órganos en gramíneas forrajeras ha sido un tema de estudio en numerosas investigaciones, particularmente en los últimos cuarenta años.

En general la bibliografía concerniente al efecto del nitrógeno sobre la tasa de aparición de hojas, muestra la ausencia de efectos significativos para gramíneas forrajeras adaptadas a regiones templado-húmedas (Wilman y Wright, 1983). Esta relativa independencia podría ser explicada en función de que la translocación y utilización de asimilatos es prioritaria para la producción de hojas en comparación con otros órganos de la planta. Sin embargo, en situaciones de carencias marcadas de este mineral, puede manifestarse un efecto positivo significativo (Marino, 1996).

La mortalidad de hojas es un proceso ligado a su aparición, y para las gramíneas forrajeras templadas, un macollo adulto es capaz de sostener alrededor de tres hojas vivas. Sin embargo, en condiciones de deficiencias severas de nitrógeno se han encontrado reducciones en el número de hojas vivas por macollo, probablemente por la acción de un programa de senescencia que determina una redistribución del nitrógeno hacia órganos prioritarios (Thomas y Stoddart, 1980).

La elongación foliar es la actividad meristemática que demanda prioritariamente elementos minerales, y su disponibilidad proviene del consumo directo a partir del suelo o de la traslocación de los tejidos senescentes. La tasa de elongación foliar en gramíneas forrajeras es la componente más importante en la determinación del crecimiento aéreo, y en comparación a los demás componentes del crecimiento, es la que mayor sensibilidad muestra a diferentes niveles de nutrición con nitrógeno (Gastal y Lemaire, 1988; Gastal et al., 1993).

La bibliografía concerniente al efecto del estimulante del nitrógeno sobre la aparición de macollos de gramíneas forrajeras es concordante (Langer, 1963; Whitehead, 1970). En general se ha demostrado que el macollaje es fuertemente estimulado por el aumento de la nutrición con nitrógeno en pamelas cosechadas por corte y sobre cubiertas pastoreadas.

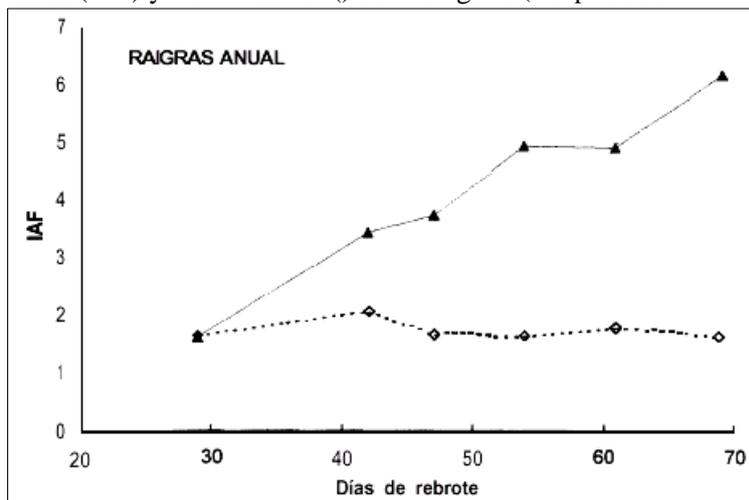
En condiciones de cultivos densos, el efecto del nitrógeno sobre el macollaje es generalmente inferior al observado sobre plantas aisladas (Whitehead, 1970). Una vez que las cubiertas desarrollan una elevada densidad, el sombreado aumenta en la base de las plantas y la calidad de la luz se convierte en el factor limitante de mayor importancia que limita el desarrollo de nuevos macollos (Simon y Lemaire, 1989; Deregibus y Sánchez, 1981).

Por otro lado, en condiciones de alta densidad de individuos, la competencia por asimilatos determina el desarrollo de meristemas situados en posiciones preferenciales. Sin embargo, cuando los macollos son pequeños o se sitúan a niveles jerárquicos desventajosos, se produce la muerte de los mismos (Ong et al., 1978).

En general la nutrición nitrogenada favorece la producción de nuevos macollos, sin embargo la importancia de la respuesta es fuertemente controlada por los factores asociados a la cubierta vegetal (densidad de macollos, genotipo, índice de área foliar, etc.) y al ambiente (temperatura, agua, radiación, etc.).

El conjunto de efectos del N sobre variables morfológicas y estructurales, determinan una fuerte incidencia sobre el desarrollo del IAF. Cultivos crecidos en condiciones naturales de este mineral, generalmente alcanzan menor expansión foliar y crecimiento aéreo, en comparación con cultivos no limitados. Un ejemplo de ello puede observarse en pasturas de raigrás anual cultivadas en las condiciones agroecológicas del sudeste bonaerense (Figura 6).

Figura 6. Expansión foliar (IAF) durante un período de rebrote de raigrás anual para condiciones carenciadas (- - -) y no limitantes (—) de Nitrógeno (Adaptado de Marino, 1996).



#### 4.2.3. CALIDAD DE LA LUZ

El IAF altera la calidad de la luz que incide sobre una pastura, puede modificar algunas variables morfogenéticas a nivel de planta individual, tales como la tasa de elongación y aparición de hojas y, consecuentemente cambiar algunas características estructurales de las pasturas, tales como densidad y tamaño de macollos.

El ambiente lumínico de una cubierta vegetal es normalmente heterogéneo. La parte superior del mismo recibe la totalidad de la luz incidente, disminuyendo ésta exponencialmente con la profundidad dentro de los estratos foliares.

La banda fotosintéticamente activa de la luz (PAR) va de los 400 a los 700 nm de longitud de onda, y esta es comúnmente denominada luz visible.

Dado que las longitudes de onda roja y azul de la PAR son absorbidas preferencialmente por los pigmentos fotosintéticos, las mismas resultan poco transmitidas y reflejadas a los estratos inferiores del canopeo. Así, la cantidad y la calidad de la radiación solar se reducen y modifican drásticamente desde la parte superior a la parte inferior de un canopeo denso. En este sentido, es esperable que en general los canopeos bajos y abiertos presenten un ambiente lumínico más homogéneo y más ricos que aquellos.

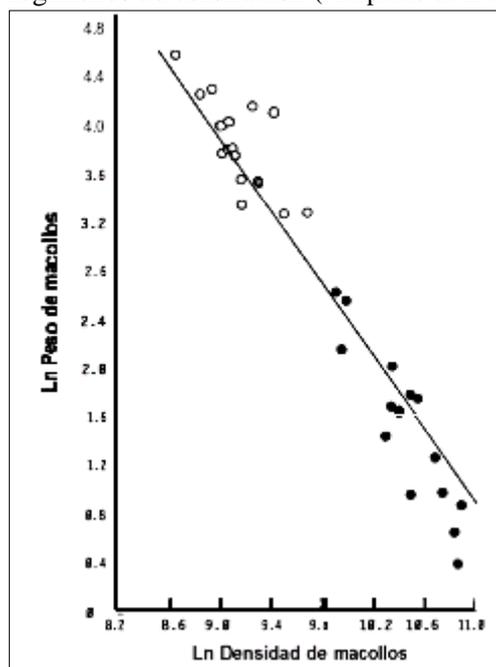
Las principales respuestas fotomorfogenéticas de las plantas están mediadas por pigmentos fotosensibles: Fitocromo (sensible en la porción del Rojo (R) y el Rojo Lejano (RL) del espectro lumínico, Criocromo (sensible a la porción Azul) y UVcromo (sensible a los rayos Ultra Violeta). En términos generales, una baja cantidad de luz y una baja relación R:RL provocan tres respuestas principales en las plantas: aumento de asignación de recursos a la parte aérea (tallo: raíz alta), alargamiento de los órganos ya existentes, reducción del macollaje (Deregibus et al., 1985; Casal et al., 1987) y eventualmente una reducción de la aparición de hojas (Varlet Grancher et al., 1997).

Por esta razón, cuando las pasturas acumulan excesivo material y se genera un ambiente sombreado (pasturas cerradas), la estructura de la cubierta se caracteriza por una baja densidad de macollos de tamaño grande respecto de pasturas mantenidas en un ambiente bien iluminado. Si las condiciones de sombreado presentan continuidad, el escaso desarrollo radical podría conferir a la cubierta susceptibilidad a condiciones de estrés climático y al pastoreo.

La variación de características estructurales de las pasturas tales como densidad y tamaño de macollos en respuesta a variaciones en el ambiente lumínico, pueden ser explicadas a partir de mecanismos de plasticidad fenotípica desarrollados por las plantas (Bradshaw, 1965), esto es, respuestas fisiológicas y morfológicas ante variaciones de la cantidad y calidad de luz.

El manejo de la defoliación pasa así a tener un rol central como modelador de la estructura de las pasturas: cuando se incrementa la presión de pastoreo, la biomasa disminuye y la pastura tiende a tomar una estructura basada en alta densidad de pequeños macollos. Estos cambios se revierten cuando la presión de pastoreo decrece (Figura 7).

Figura 7. Relación entre peso y densidad de macollos en pasturas de raigrás perenne bajo distintos regímenes de defoliación (Adaptado de Davies, 1988)



Si los cambios entre tamaño y número de macollos son compensatorios (puntos ubicados sobre la pendiente en la Figura 7), la producción de biomasa por unidad de área de pasturas estructuralmente contrastantes tiende a ser similar (Bircham y Hogdson, 1983). Sin embargo, la densidad de macollos podría aumentar y su tamaño disminuir, hasta el punto de la máxima densidad o el mínimo tamaño que ese genotipo puede soportar. Este punto representaría el límite inferior de la respuesta homeostática para dicha especie.

## 5. CARACTERÍSTICAS MORFOGENÉTICAS DE LAS PLANTAS Y SU RELACIÓN CON LA DEFOLIACIÓN

Como se expresó precedentemente, el rebrote de las plantas es un proceso que en primera instancia se encuentra bajo control genético. De ello surge que el manejo de la defoliación debería estar subordinado a los límites impuestos por características morfogénicas de las plantas, las que además, presentan marcadas diferencias interespecíficas.

La estructura y dinámica de las pasturas debería analizarse dentro de un marco en el cual el proceso de defoliación se relacione con las características morfogénicas que determinan la capacidad de las plantas para rebrotar.

Este enfoque implica que el manejo de la defoliación se subordine a las características morfogénicas de cada especie. Es interesante remarcar que frecuentemente el razonamiento para definir estrategias de pastoreo es exactamente inverso.

El crecimiento y el desarrollo foliar constituyen características íntimamente ligadas con la adaptación de las plantas a la defoliación. Por un lado determinan la regeneración del área foliar, que en sí constituye la vía más rápida para recuperar la capacidad de sintetizar asimilatos. Por otro, definen la cantidad de yemas que potencialmente pueden desarrollar macollos. Estos, de hecho, son componentes principales del crecimiento y de la persistencia de las pasturas gramíneas.

### 5.1. LA TASA DE APARICIÓN DE HOJAS COMO DETERMINANTE DE LA ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LAS PASTURAS

De acuerdo con lo expuesto, el manejo de la defoliación y su impacto sobre la tasa de aparición de hojas (TAH), como ya se mencionó, es dependiente de la temperatura y su dinámica es variable entre genotipos. Así, y sin tener en cuenta el manejo de la defoliación, se puede aceptar que la TAH de una especie definirá las características que determinan en gran medida la estructura y el flujo de material de las pasturas generando pasturas funcional y estructuralmente diferentes (Figura 8).

Figura 8. Relación entre Tasa de Aparición de hojas , estructura de las pasturas y Flujo de material.



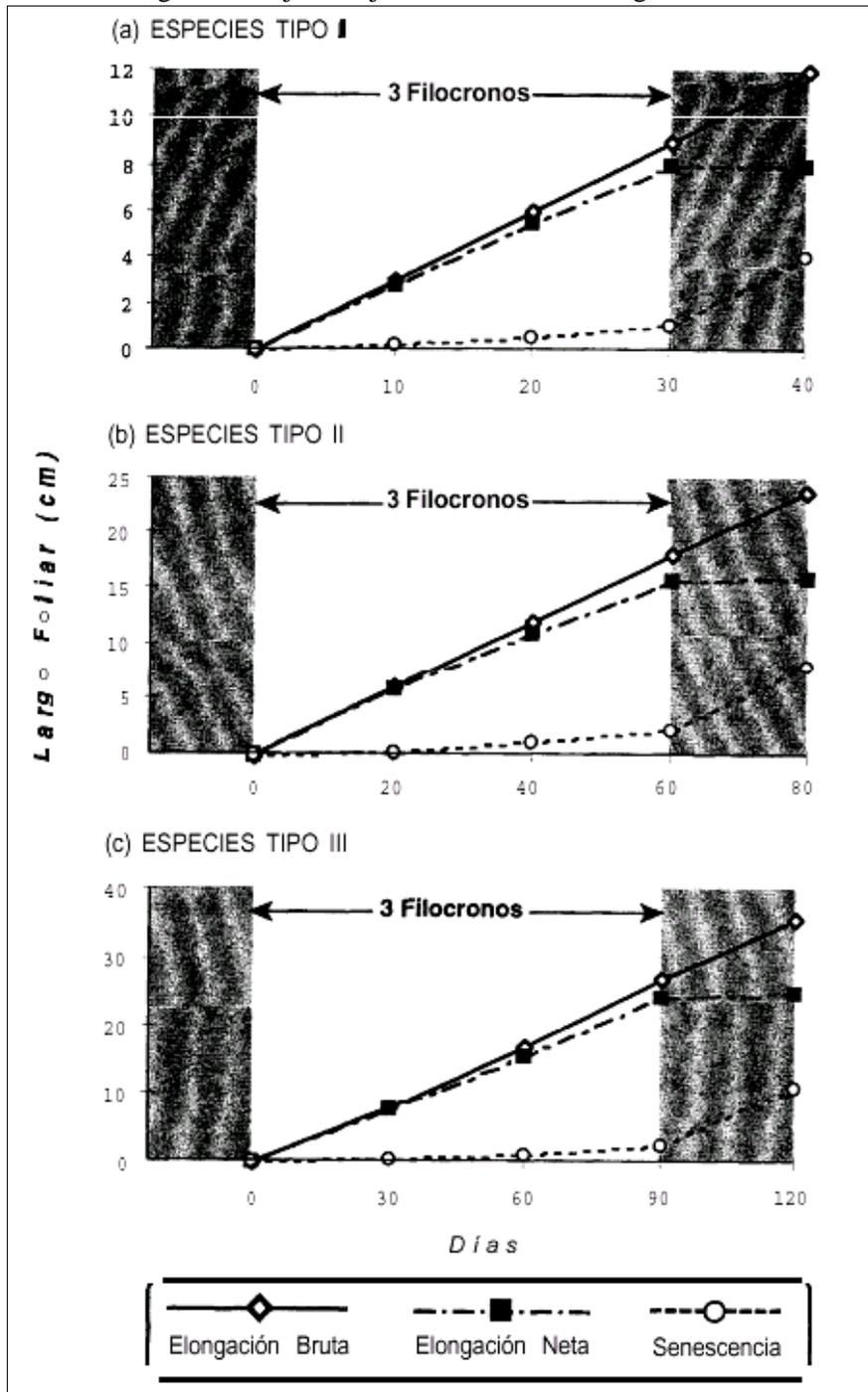
La relación entre TAH y estructura puede ilustrarse usando como ejemplo las cubiertas de raigrás perenne (*Lolium perenne*) y de festuca alta (*Festuca arundinacea*). Las primeras presentan, generalmente, alta densidad de macollos pequeños, mientras que las segundas se caracterizan por presentar baja densidad de macollos grandes. La mayor TAH de raigrás respecto de festuca explicaría en gran medida estos contrastes (Lemaire y Chapman, 1996).

Siguiendo con esta línea de análisis, las Figuras 9a, 9b y 9c ejemplifican la dinámica esperable en el flujo de material de macollos de diferentes genotipos de gramíneas después de una defoliación completa. La interpretación conjunta de los gráficos permite observar que en la medida en que los intervalos de aparición de las hojas se prolongan (Especie Tipo I a III), la senescencia se desencadena más tardíamente y, obviamente, la máxima acumulación neta de tejido foliar se posterga en igual medida.

Desde el punto de vista de eficientizar la utilización del forraje producido, aquellos genotipos que presentan un recambio foliar más acelerado deberían ser defoliados con alta frecuencia para evitar que se produzcan altas pérdidas de material por senescencia. Por otra parte, ese rápido recambio implica una rápida restitución de área foliar y un alto potencial de macollaje, factores que, como ya se mencionara previamente, confieren a las plantas aptitudes para adaptarse a la extracción frecuente de tejido foliar. Con el mismo criterio, los genotipos con baja TAH presentan bajos niveles de senescencia por períodos más prolongados. Esto, sumado a una menor velocidad de restitución de tejido foliar, los hace especialmente aptos para sistemas de utilización que involucren defoliaciones poco frecuentes.

En la medida en que la frecuencia de defoliación se ajuste a la dinámica del recambio foliar de la pastura (o de una especie en particular), se favorecerá o limitará la manifestación de aquella parte del macollaje y del crecimiento que este genéticamente determinada. Esto sugiere que el sincronismo entre los procesos de producción y consumo de material vegetal tenderá a optimizar la dinámica de acumulación y de defoliación de forraje controlando las pérdidas por senescencia y favoreciendo el desarrollo de pasturas productivas y persistentes.

Figura 9. Flujo de tejido en un macollo de gramínea.



Cuadro 2. Adaptación de las especies a la defoliación según sus límites morfogénéticos para rebrotar.

Especie	VIDA MEDIA FOLIAR (gC día)	CAPACIDAD DE MACOLLAJE	VELOC. DE RECAMBIO FOLIAR	FRECUENCIA DE DEFOLIACION (días)
TIPO Raigrás	350-400	Alta 10000 - 15000 ó más	Alta	Alta
TIPO Festuca alta	450-500	Media 5000-6000	Media	Media
TIPO Agropiro Alargado	700-800 (inf. Preliminar)	Baja 2000-3000	Baja	Baja