

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

**EVALUACIÓN MORFOGENÉTICA DE CINCO CULTIVARES
DE *LOLIUM sp.***

por

Anabel Angelina CECCHINI MACHADO

**TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2012**

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. Sylvia Beatriz Saldanha

Ing. Agr. Pablo Rómulo Boggiano

Ing. Agr. Ricardo Rodríguez Palma

Fecha:

17 de diciembre de 2012

Autor:

Anabel Angelina Cecchini Machado

AGRADECIMIENTOS

A Sylvia por orientarme y apoyarme en el desarrollo de este trabajo

A mi familia por apoyarme a lo largo de mi carrera.

A Facultad de Agronomía por haberme aportado el conocimiento para poder concretar este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	IX
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. OBJETIVOS.....	3
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	4
2.1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	4
2.2. <u>MORFOLOGÍA DE LAS GRAMÍNEAS</u>	5
2.3. <u>DINÁMICA DEL FLUJO FOLIAR</u>	6
2.4. <u>PROCESO DE CRECIMIENTO DE LAS GRAMÍNEAS</u>	7
2.4.1. <u>Crecimiento foliar</u>	9
2.5. <u>MORFOGÉNESIS DE LA PLANTA Y ESTRUCTURA DE LA PASTURA</u>	11
2.5.1. <u>Tasa de elongación foliar</u>	14
2.5.1.1. Caracterización de genotipos según la selección de tasa de elongación foliar alta o baja y sus consecuencias con la aplicación de diferentes manejos.....	15
2.5.2. <u>Tasa de elongación foliar a nivel del macollo</u>	17
2.5.3. <u>Vida media foliar</u>	18
2.5.4. <u>Senescencia foliar</u>	21
2.5.5. <u>Tasa de aparición foliar y filocrón</u>	22
2.5.5.1. La tasa de aparición foliar como determinante de la estructura y dinámica de la pastura.....	24
2.5.6. <u>Tasa de macollaje</u>	26
2.5.6.1. Formación de los macollos.....	27
2.5.6.2. Causas de muerte de los macollos.....	28
2.5.7. <u>Número de hojas verdes por macollo</u>	29
2.5.8. <u>Tamaño foliar</u>	31
2.5.8.1. Caracterización de genotipos según selección de	

hoja larga y corta.....	32
2.6. EFECTO DE LOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LOS PROCESOS MORFOGENÉTICOS Y VARIABLES ESTRUCTURALES DE LAS PASTURAS.....	33
2.6.1. <u>Efecto de la temperatura sobre las características morfológicas y estructurales de la pastura</u>	33
2.6.1.1. Efecto de la temperatura sobre la tasa de aparición foliar.....	35
2.6.1.2. Efecto de la temperatura sobre la tasa elongación foliar.....	35
2.6.1.3. Efecto de la temperatura sobre la vida media foliar y el recambio foliar.....	36
2.6.1.4. Efecto de la temperatura sobre el macollaje.....	37
2.6.1.5. Efecto de la temperatura sobre tamaño foliar.....	37
2.6.2. <u>Efecto de la calidad e intensidad de la luz sobre las características morfológicas y estructurales de la pastura</u>	38
2.6.2.1. Efecto de la calidad de luz (relación rojo/rojo lejano y luz azul) sobre las características morfológicas y estructurales de la pastura.....	39
2.6.2.2. Efecto del sombreado sobre las características morfológicas y estructurales de la pastura.....	42
2.6.3. <u>Efecto del estrés por agua sobre las características morfológicas y estructurales de la pastura</u>	45
2.6.4. <u>Efecto del nitrógeno sobre las características morfológicas y estructurales de la pastura</u>	46
2.7. EFECTO DE LA ESTACIÓN DE CRECIMIENTO SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA.....	48
2.8. PLASTICIDAD GENOTÍPICA Y FENOTÍPICA.....	52
2.8.1. <u>Límites de la plasticidad fenotípica</u>	53
2.8.2. <u>Correlación entre densidad y tamaño de macollo</u>	54
2.8.3. <u>Efecto del índice de área foliar sobre las características morfológicas y estructurales mediante la plasticidad fenotípica</u>	56
2.8.3.1. Efecto del índice de área foliar sobre el macollaje.....	57
2.8.3.2. Efecto del índice de área foliar sobre la tasa de aparición foliar.....	57

2.8.3.3. Efecto del índice de área foliar sobre la tasa de elongación foliar.....	58
2.8.4. <u>Adaptación de las plantas a los diferentes manejos mediante la plasticidad fenotípica</u>	58
2.8.4.1. Efecto de defoliaciones frecuentes sobre las características morfogénicas y estructurales de la pastura.....	60
2.8.4.2. Efecto de defoliaciones infrecuentes sobre las características morfogénicas y estructurales de la pastura.....	62
2.9. CONCLUSIONES.....	63
2.10. CARACTERÍSTICAS DE LOS MATERIALES EVALUADOS.....	64
2.11. HIPOTESIS PRINCIPALES.....	66
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	67
3.1. CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES	67
3.1.1. <u>Localización y período experimental</u>	67
3.1.2. <u>Suelos</u>	67
3.1.3. <u>Condiciones climáticas</u>	67
3.1.4. <u>Manejo del ensayo</u>	70
3.1.5. <u>Tratamientos</u>	70
3.1.6. <u>Diseño Experimental</u>	71
3.2. METODOLOGÍA EXPERIMENTAL	71
3.2.1. <u>Marcación de individuos</u>	72
3.2.2. <u>Mediciones a campo</u>	72
3.2.3. <u>Mediciones destructivas</u>	72
3.3. DETERMINACION DE LAS VARIABLES MORFOGENETICAS Y ESTRUCTURALES	73
3.3.1. <u>Estimación de flujos de tejidos</u>	73
3.3.1.1. Crecimiento foliar.....	73
3.3.1.2. Senescencia foliar.....	74
3.3.1.3. Crecimiento neto del forraje.....	74
3.3.1.4. Tasa de aparición foliar.....	74
3.3.1.5. Intervalo de aparición foliar y filocrón.....	75
3.3.1.6. Vida media foliar.....	75
3.3.2. <u>Características estructurales</u>	75
3.3.2.1. Longitud total de láminas verdes por macollo.....	75
3.3.2.2. Longitud promedio de lámina expandida sin senescencia.....	75
3.3.2.3. Número total de hojas por macollo, número de hojas en elongación y número de hojas ya expandidas.....	75

3.3.2.4. Densidad de macollos.....	75
3.3.2.5. Peso seco de macollo, peso de un centímetro lineal de lámina y ancho de lámina.....	76
3.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	76
4. <u>RESULTADOS</u>	77
4.1. TASA DE ELONGACIÓN FOLIAR DE LOS CULTIVARES Y SU RELACIÓN CON LA SUMA TÉRMICA.....	77
4.2. TASA DE SENESCENCIA FOLIAR DE LOS CULTIVARES Y SU RELACIÓN CON LA SUMA TÉRMICA.....	81
4.3. TASA NETA FOLIAR DE LOS CULTIVARES Y SU RELACIÓN CON LA SUMA TÉRMICA.....	85
4.4. TASA DE APARICIÓN FOLIAR DE LOS CULTIVARES Y SU RELACIÓN CON LA SUMA TÉRMICA.....	88
4.5. VIDA MEDIA FOLIAR DE LOS CULTIVARES.....	94
4.6. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES PROMEDIO PARA TODO EL PERÍODO.....	94
4.6.1. <u>Longitud total de láminas verdes por macollo</u>	94
4.6.2. <u>Longitud promedio de lámina de hojas completamente elongadas, sin senescencia y sin defoliación</u>	95
4.6.3. <u>Número de hojas por macollo</u>	95
4.6.3.1. Número de hojas completamente elongadas por macollo.....	95
4.6.3.2. Número de hojas en elongación por macollo.....	96
4.6.3.3. Número de hojas totales por macollo.....	96
4.7. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES MEDIDAS EN DOS MOMENTOS.....	97
4.8. ESTIMACIÓN DE TASAS FOLIARES EN BIOMASA.....	99
4.8.1. <u>Tasas foliares en peso seco/macollo</u>	99
4.8.2. <u>Tasas foliares en peso seco por unidad de superficie</u>	101
5. <u>DISCUSION</u>	104
5.1. FLUJOS DE TEJIDOS FOLIARES Y SUS RELACIONES CON LA SUMA TÉRMICA.....	104
5.2. VIDA MEDIA FOLIAR DE LOS CULTIVARES.....	108
5.3. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES.....	109
6. <u>CONCLUSIONES</u>	112
7. <u>RESUMEN</u>	113
8. <u>SUMMARY</u>	115

9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	117
10. <u>ANEXOS</u>	126

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Ventajas y desventajas de los cultivares tetraploides con respecto a los diploides.....	65
2. Caracterización de los <i>Lolium multiflorum</i> por requerimiento de frío y nivel de ploidía.....	65
3. Promedio de las temperaturas medias mensuales de los meses de julio, agosto y septiembre del año experimental y de la serie histórica1961-1990	68
4. Número de heladas agrometeorológicas durante el experimento.....	70
5. Características de las semillas de los raigrases utilizados en el experimento.....	71
6. Esquema del diseño del experimento en el campo.....	71
7. Tasa de elongación foliar promedio (cm/macollo/día) de los diferentes cultivares.....	77
8. Tasa de elongación foliar promedio (mm/macollo/°C) de los diferentes cultivares.....	77
9. Comparación de los parámetros b y a de las ecuaciones lineales entre la tasa de elongación foliar de cada cultivar y la suma térmica.....	80
10. Comparación de la tasa de senescencia foliar promedio de los diferentes cultivares (cm/macollo/día).....	81
11. Comparación de la tasa de senescencia foliar promedio de los diferentes cultivares (mm/macollo/°C).....	81
12. Comparación de los parámetros b y a de las ecuaciones lineales entre la tasa de senescencia foliar de cada cultivar y la suma térmica.....	84

13. Tasa de neta foliar promedio (cm/macollo/día) de los diferentes cultivares.....	85
14. Tasa de neta foliar promedio (mm/macollo/°C) de los diferentes cultivares.....	85
15. Comparación de los parámetros b y a de las ecuaciones lineales entre la tasa neta de cada cultivar y la suma térmica.....	88
16. Tasa de aparición foliar (hojas aparecidas/macollo/día) y filocrón (días y o °C necesarios para la aparición de una nueva hojas) promedio de los diferentes cultivares.....	89
17. Comparación de los parámetros b y a de las ecuaciones lineales entre la tasa de aparición foliar de cada cultivar y la suma térmica....	92
18. Comparación de la tasa de aparición foliar (hojas aparecidas por macollo) para diferentes períodos, promedio de todos los cultivares..	92
19. Vida media foliar (días) en los diferentes cultivares.....	94
20. Comparación de la longitud total de láminas verdes por macollo en los diferentes cultivares.....	94
21. Comparación de la longitud de láminas de hojas completamente elongadas (cm) en los diferentes cultivares.....	95
22. Comparación de número de hojas completamente elongadas en los diferentes cultivares.....	96
23. Comparación de número de hojas en elongación en los diferentes cultivares.....	96
24. Comparación de número de hojas totales en los diferentes cultivares.....	97
25. Peso del macollo (mg/macollo)y proporción de macollos pequeños en el total de macollos para los diferentes cultivares el 21 de junio...	97
26. Densidad de macollos, proporción de estos según tamaño y tamaño promedio de macollos, valores promedio de las mediciones del 21	

de junio y 3 de agosto.....	98
27. Tamaño (longitud y ancho) y peso por unidad lineal (cm) de láminas promedio de las mediciones del 21 de junio y 3 de agosto.....	99
Figura No.	
1. Relación entre las variables morfogénicas y las características estructurales de la pastura.....	12
2. Relación entre la tasa de aparición foliar y la estructura de las pasturas y el flujo de material.....	24
Gráfico No.	
1. Temperaturas medias diarias en el período experimental.....	68
2. Precipitaciones mensuales de julio, agosto y septiembre de 2000 en EEFAS y valores de la serie histórica (1961- 1990).....	69
3. Precipitaciones diarias en el período experimental.....	69
4. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar INIA Titán.....	78
5. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar INIA Cetus.....	78
6. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar Conker.....	79
7. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar Dominó.....	79
8. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar Maverick Gold.....	80
9. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar INIA Titán.....	82
10. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar INIA Cetus.....	82

11. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar Conker.....	83
12. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar Dominó.....	83
13. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar Maverick Gold.....	84
14. Relación entre la suma térmica con la tasa de neta foliar por macollo en el cultivar INIA Titán.....	86
15. Relación entre la suma térmica con la tasa neta foliar por macollo en el cultivar INIA Cetus.....	86
16. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar Conker.....	87
17. Relación entre la suma térmica con la tasa neta foliar por macollo en el cultivar Dominó.....	87
18. Relación entre la suma térmica con la tasa neta foliar por macollo en el cultivar Maverick Gold.....	88
19. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar INIA Titán.....	89
20. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar INIA Cetus.....	90
21. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar Conker.....	90
22. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar Dominó.....	91
23. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar Maverick Gold.....	91
24. Tasa de aparición foliar para las diferentes fechas durante el período experimental.....	93

25. Promedios de temperaturas medias (°C) según las fechas del período de medición.....	93
26. Tasa de crecimiento foliar bruto por macollo (mg MS/macollo/día) de los diferentes cultivares.....	100
27. Tasa de senescencia foliar por macollo (mg MS/macollo/día) de los diferentes cultivares.....	100
28. Tasa de crecimiento foliar neto por macollo (mg MS/macollo/día) de los diferentes cultivares.....	101
29. Tasa de crecimiento foliar bruto por hectárea (kg MS/ha/día) de los diferentes cultivares.....	102
30. Tasa de senescencia foliar por hectárea (kg MS/ha/día) de los diferentes cultivares.....	102
31. Tasa de crecimiento foliar neto por hectárea (kg MS/ha/día) de los diferentes cultivares.....	103

1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento de las características de crecimiento de las pasturas es esencial para un efectivo manejo y el mejoramiento genético. El proceso básico que se necesita para evaluar el potencial de crecimiento de las plantas dentro de un determinado ambiente, es como éstas características se adaptan morfológicamente al crecimiento y persisten a los cambios ambientales, y como se desplaza la pastura a un pastoreo óptimo (Nelson, 2000).

El uso de una gramínea forrajera ofrece al agricultor una mayor flexibilidad en las limitaciones existentes en una pradera, lo que puede reducir los costos de producción (Hazard, 1996).

Hunt, citado por Chapman y Lemaire (1993) demostró que la característica más importante para las especies de gramíneas es el rápido recambio (“turnover”) del tejido foliar, que es principalmente determinado por la tasa de producción de nuevas hojas y la tasa de senescencia foliar. Estas tasas son determinadas por la actividad morfogenética de las plantas individuales dentro de las pasturas en pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996).

La morfogénesis es función de tres características principales, la tasa de elongación foliar, la tasa de aparición foliar y la vida media foliar (duración de vida de la hoja). A su vez éstas características determinan las condiciones de estructura de la pastura, como el número de hojas verdes por macollo, el ancho y el largo de láminas y el número de macollos (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996). Estas características nos van a determinar el índice de área foliar y la producción de forraje (Lemaire y Chapman, 1996).

Conocer las variables morfogenéticas y cómo las mismas son afectadas por las condiciones del ambiente permitiría deducir los manejos más adecuados para cada genotipo (Lemaire et al., 1987). Por ejemplo, el período entre pastoreos (en función de la vida media foliar), las densidades de siembra (en función de la tasa de macollaje), la frecuencia de defoliación (en función de la tasa de aparición foliar).

Desde hace años han comenzado en países vecinos la evaluación de estas características (Agnusdei et al. 1996, Lattanzi et al. 1996, Marino et al. 1996, Mazzanti et al. 1997, Lattanzi et al. 1997, Labreveux et al. 1998, Rodríguez Palma 1998, Boggiano 2000, Lemaire y Agnusdei 2000, Agnusdei y Assuero¹) sobre un rango más amplio de especies C₃ y C₄.

En el país aún son escasos los antecedentes de este tipo de evaluaciones (Iurato y Rodríguez 2002, Peirano y Rodríguez 2004), concentrados en pocas especies invernales.

Los raigrases *Lolium multiflorum* y *Lolium hybridum* se presentan como una opción para la siembra de verdes. Se adaptan bien a las características agroecológicas del Uruguay. En nuestro país, el espectro de materiales genéticos forrajeros (cultivares) para una misma especie, se ha ampliado notablemente en los últimos años, y seguramente continuará aumentando la oferta de nuevos materiales. De 8 cultivares de *Lolium multiflorum* evaluados en 1995 por el “Programa Nacional de Evaluación de Cultivares” se pasó a 37 en 1998. La evaluación de los materiales bajo las mismas condiciones, lo que implica igual número de cortes, quizás no permita manifestar mayores diferencias productivas (en Kg MS/ha/año) entre dichos cultivares (C.V. de 4 % para 1998).

El área experimental, es parte de un proyecto, ya instalado en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía (E.E.F.A.S), titulado “Evaluación morfogenética de cinco cultivares *Lolium sp.*”. Los materiales evaluados fueron los *Lolium multiflorum*: INIA Titán, INIA Cetus, Conker y Dominó y un cultivar *Lolium hybridum*: Maverick Gold.

¹ Agnusdei, M.; Assuero, S.G. 2004. Leaf tissue flows under grazing and sward structure of different temperate forage grasses in the humid pampas of Argentina. In: International Symposium on Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology (2°, 2004, Curitiba). Proceedings. 1 disco compacto (sin publicar).

1.1. OBJETIVOS

- Ajustar la metodología en estimaciones morfométricas (número de muestras, tiempos entre mediciones, procesamiento y análisis de la información).
- Cuantificar las variables morfogenéticas (tasas de aparición foliar, tasas de elongación foliar, vida media foliar) y estructurales (números de hojas vivas por macollo, largo y ancho de láminas, densidad de macollos) en cuatro cultivares de *Lolium multiflorum* y un cultivar de *Lolium hybridum*.
- Evaluar la utilidad de definir estas características estructurales (morfométricas), como complemento en la caracterización de un cultivar forrajero.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. INTRODUCCIÓN

Una pastura es una entidad dinámica en la cual los procesos de producción y pérdida de tejido ocurren en forma simultánea y casi continua (Hodgson et al., citados por Lemaire y Chapman 1996, Colabelli et al. 1998). La acumulación neta de forraje está influenciada por la tasa de crecimiento, la tasa de pérdida o ambas (Hodgson et al., citados por Lemaire y Chapman, 1996).

Estas tasas están sujetas a grandes cambios dependientes de factores internos dados por la constitución genética de las plantas y por los factores externos ambientales, que afectan los procesos fisiológicos de las mismas (Colabelli et al., 1998).

La dinámica del flujo de tejidos, cuyo estudio por medio de las características morfogénicas, es una herramienta importante para la evaluación de la dinámica de crecimiento de las plantas forrajeras (Lemaire y Agnusdei, 2000), permite describir la curva de producción y acumulación de forraje, realizar recomendaciones prácticas de manejo que permitan incrementar la eficiencia de utilización del forraje producido, reducir las pérdidas de biomasa por senescencia y muerte de hojas, e incrementar la productividad de las praderas (Lemaire, 2001).

El conocimiento de las diferencias morfogenéticas de las principales gramíneas forrajeras que integran las pasturas y pastizales de la región, es básico para la elaboración de estrategias eficientes de manejo y para comprender los mecanismos adaptativos de estas especies para persistir ante diferentes regímenes de defoliación y en relación con su entorno competitivo (Colabelli et al., 1998).

Una mejor comprensión de las características morfogenéticas nos permite seleccionar los cultivares más eficazmente, teniendo en cuenta la interacción genotipo x ambiente y adaptar el uso de las variedades de acuerdo a su utilización, de este modo podemos aprovechar el potencial de una variedad. Esto implica que el modo y el ritmo de las explotaciones se ajustarán a la velocidad de crecimiento de las plantas y a su morfogénesis (Hazard, 1996).

En esta revisión se describe la dinámica de crecimiento del forraje, las características morfogenéticas de la planta (tasa de elongación foliar, tasa de aparición foliar, vida media foliar y senescencia foliar) y las características

estructurales de la pastura (densidad del macollaje, número de hojas totales verdes por macollo y el tamaño foliar).

También se analizan los factores ambientales temperatura, cantidad y calidad de luz, nitrógeno y agua, que determinan el crecimiento del forraje relacionado con las características morfogénicas, y las características estructurales de la pastura.

Además se relata como el manejo afecta a los componentes morfogénicos y la estructura de la pastura, mediante la plasticidad fenotípica.

Se utilizó el modelo morfogénico de la parte aérea (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1999), el cual nos permite estimar el índice de área foliar de la pastura.

2.2. MORFOLOGÍA DE LAS GRAMÍNEAS

El macollo de una gramínea representa una unidad morfofisiológica. Cada macollo está formado por la repetición de unidades similares denominados fitómeros, diferenciados a partir del mismo meristema apical (Colabelli et al., 1998). Los fitómeros están interrelacionados estructuralmente y fisiológicamente, los cuales afectan a las respuestas individuales y las posibilidades de mejora genética de las variedades (Nelson, 2000).

Para las especies de gramíneas vegetativas, los tejidos foliares son producidos secuencialmente como cadena de fitómeros a nivel de macollo individual, cada uno de ellos siguiendo una serie etapas de desarrollo pre-programadas, desde el inicio del primordio como meristemas hasta el tamaño maduro y la senescencia ontogénica (Silsbury, citado por Lemaire y Agnusdei, 2000).

La arquitectura de un macollo de gramínea está determinada por el tamaño, número y disposición espacial de los fitómeros (Skinner y Nelson, 1994). El fitómero consiste en la lámina y vaina de la hoja, nudo, entrenudo y la yema axilar (Skinner y Nelson 1994, Nelson 2000).

Las funciones del ápice es determinar tanto el número de órganos producidos como su tipo (hoja, macollo, inflorescencia) y en cierto grado su tamaño final (Carámbula, 1977). El meristema apical es altamente estructurado y coordinado, se define como la región meristemática, que incluye el domo apical y los primordios foliares (Esaú, citado por Nelson, 2000). Evidentemente,

el ápice del tallo juega un papel importante en la iniciación foliar, desarrollo foliar temprano y regulación del macollaje (Nelson, 2000).

2.3. DINÁMICA DEL FLUJO FOLIAR

La característica más importante para las especies de gramíneas es el rápido recambio (“turnover”) de los tejidos (Lemaire y Chapman, 1996).

Esto es el resultado de ser entidades dinámicas, donde las hojas, tallos y otras partes de las plantas crecen y mueren, o se cosechan, esos movimientos de material a través del sistema, se conocen como flujos (Davies, 1971).

En pasturas en pastoreo la masa del tejido vivo es un equilibrio dinámico entre los tres flujos: crecimiento, senescencia y consumo animal. El índice de área foliar de la pastura depende directamente de la determinación de este equilibrio determinando a su vez, el flujo de carbono en el sistema (Lemaire y Chapman, 1996).

El incremento en la tasa de biomasa en comunidades de plantas está directamente determinada por la tasa de acumulación de carbono (Lemaire y Chapman, 1996), dependiente de la cantidad de radiación interceptada por el canopeo de la pastura (Gosse et al., citados por Lemaire, 1999).

El índice de área foliar de la pastura determina la proporción de la PAR incidente diaria la cual es absorbida por los tejidos foliares fotosintéticamente activos del canopeo, determinando la fotosíntesis bruta del canopeo (Lemaire y Chapman, 1996).

La cantidad de energía lumínica que intercepta el canopeo vegetal determina su capacidad para elaborar compuestos orgánicos (Lemaire et al., 1987). Los carbohidratos son asignados para la síntesis de nuevos tejidos de las hojas y raíces para proveer asimilados para el crecimiento y mantenimiento (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1999). El anhídrido carbónico asimilado por la planta no sólo proporciona esqueletos carbonados para el crecimiento vegetal, sino también la energía para el mantenimiento y la activación de todas las funciones metabólicas, que determina en gran parte la capacidad de absorción de nitrógeno y minerales de la planta (Lemaire, 2001).

La respiración de mantenimiento conduce a pérdidas de CO₂ proporcional a la masa de plantas y depende de la temperatura (Lemaire y Chapman, 1996).

El crecimiento del tallo y la raíz está involucrado con el uso del carbono para la producción de nuevos tejidos de la planta por los meristemas. Esta actividad es acompañada por pérdidas de CO₂ correspondiente a los costos de energía para edificación de nuevos materiales la cual es proporcional a su concentración de carbono (Penning de Vries, citado por Lemaire y Chapman, 1996).

Los tejidos de los tallos y raíces son ambos sometidos a la senescencia y descomposición a una tasa específica y las pérdidas de carbono se producen por emisión de CO₂ a la atmósfera y los flujos de materia orgánica en el suelo. (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1999).

2.4. PROCESO DE CRECIMIENTO DE LAS GRAMÍNEAS

El crecimiento aéreo de las plantas resulta de un programa de morfogénesis, que define las demandas de asimilados (Lemaire et al., 1987), provistos por la interceptación lumínica y asimilación de CO₂ (Lemaire y Chapman, 1996). Este crecimiento aéreo puede describirse y analizarse a partir de los mecanismos morfogenéticos de aparición y expansión de nuevos órganos en la planta y su desaparición por senescencia (Lemaire y Agnusdei, 2000).

El crecimiento aéreo de una cubierta vegetal se puede definir como el aumento de peso en el tiempo (Gillet et al., 1981), también puede ser considerado como el producto del crecimiento por macollo y densidad de macollos (Mazzanti et al., 1997).

La producción de tejidos foliares es el resultado de interacciones complejas entre factores externos (nutricionales, temperatura, agua, etc.), los factores internos genéticamente determinados, especialmente los relacionados con las etapas de desarrollo, tal como floración (Gillet et al., 1981) y también por las características de estado de la pastura (Lemaire y Chapman, 1996).

La producción de tejidos foliares es un proceso continuo, que es analizado como el resultado de dos procesos interactivos: (i) la producción de asimilados por las plantas individuales resultado de la interceptación de luz y la fotosíntesis de las hojas, y (ii) el uso de asimilados por los meristemas foliares para la producción de nuevas células en crecimiento y, finalmente, para la expansión del área foliar. Por ende la tasa de expansión de los tejidos foliares nuevos en la planta pueden ser limitado, ya sea tanto por la producción o el uso de asimilados (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Cuando la planta crece, mientras el suministro de asimilados incrementa, como consecuencia de la expansión del área foliar (más luz es capturada), el tamaño y el número de meristemas también incrementa y por lo tanto un balance aproximado entre el suministro y la demanda de asimilados (con algunas fluctuaciones de acuerdo a las variaciones en el nivel de radiación y temperatura) es mantenido (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Si el programa de morfogénesis de la planta aumenta por cualquier factor externo (como la temperatura, el suministro de agua) o por un factor interno (como la inducción floral). En esta situación el carbono se invierte principalmente en un mejor crecimiento de toda la planta (Gillet et al. 1981, Lemaire et al. 1987) y si el suministro de asimilados es suficientemente grande para satisfacer la demanda de los meristemas, el crecimiento foliar puede alcanzar el potencial determinado por la temperatura y el nitrógeno (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Si la tasa de suministro de asimilados es menor que la demanda para el crecimiento foliar, en consecuencia, la planta limita el número de meristemas activos (reduce la densidad del macollaje) para mantener el crecimiento foliar potencial sobre el tallo principal. Por esta razón, mientras la tasa de expansión foliar sobre los macollos maduros es muy poco afectada por el suministro de carbono, el macollaje es altamente sensible a la variación en el nivel de radiación (Lemaire y Agnusdei, 2000).

En las plantas forrajeras existe una jerarquía para el uso de asimilados a favor de la parte aérea (Gillet et al., 1981). Este concepto concuerda con Tabourel-Tayot y Gastal, citados por Lemaire y Agnusdei (2000) los cuales concluyeron que cuando el interés se centra en la producción de tejidos foliares, la prioridad es el uso de asimilados por los meristemas foliares, respaldando la consideración que el crecimiento foliar es principalmente gobernado por la morfogénesis.

Con este punto de vista simplificado el crecimiento de la planta en ausencia de estrés hídrico, puede ser considerado como directamente determinado por la temperatura (Gillet et al., 1981) y por la nutrición nitrogenada (Gastal et al., 1992). Según Lemaire y Chapman (1996) para un suministro de carbono dado, el programa de morfogénesis de la planta determina los flujos de tejidos y por ende los flujos internos de carbono y nitrógeno.

2.4.1. Crecimiento foliar

Las hojas tienen una vida limitada, luego de crecer, cada hoja comienza a senescer y muere (Colabelli et al., 1998).

El proceso de formación y desarrollo de las hojas de las gramíneas es esencial para el crecimiento vegetal debido al papel de las hojas en la fotosíntesis, el punto de partida para la formación de tejido nuevo, produciendo los asimilados necesarios para el crecimiento y el mantenimiento de la planta, así como también es el alimento de los ecosistemas de pastoreo (Schnyder et al., 2000).

El crecimiento foliar se produce debido a la elongación de la lámina y de la vaina, cuyos tejidos de crecimiento se ubican en la base de la lámina (Colabelli et al., 1998), siendo función de la tasa de aparición de hojas o el filocrón y la duración de la elongación foliar (Bahmani et al., 2000). El crecimiento foliar es controlado por la disponibilidad de recursos dentro de la planta, dependiendo del manejo y de los factores genéticos y climáticos (Schnyder et al., 2000).

El crecimiento de la lámina termina antes que el de la vaina, por ello, cuando se pastorea la mitad superior de una lámina que aún no terminó de crecer, tanto la lámina como la vaina pueden continuar creciendo ya que sus tejidos de crecimiento no fueron dañados (Colabelli et al., 1998).

Desde el momento en que comienza el desarrollo del macollo vegetativo es posible distinguir distintos tipos de hojas, las hojas senescentes (Colabelli et al., 1998), las hojas maduras totalmente expandidas (sus vainas forman pseudotallo), las hojas emergentes (sus puntas se hacen visibles por encima del pseudotallo), las hojas en expansión (están completamente contenidas en el interior del pseudotallo, Schnyder et al., 2000).

La producción de las hojas de las gramíneas se caracteriza por la aparición de una hoja por encima de la vaina de la hoja más joven del macollo, después de varios días de crecimiento activo, la hoja visible continua expandiéndose con el tiempo y alcanza su tamaño máximo cuando la lígula es expuesta. Sin embargo, antes de la expansión completa de las hojas, probablemente una o dos hojas nuevas aparecen. Después de un tiempo se convierte en hoja senescente, pierde su color verde y algunas sustancias pueden ser transferidas a otras partes de la planta, y luego muere (Schnyder et al., 2000).

La mayor parte de la asimilación producida por la gramínea se utiliza en la producción de la hoja, donde la producción, la expansión y gran parte de la diferenciación del tejido de la hoja tienen lugar en la zona basal de la misma, que está encerrada por las vainas de las hojas más viejas. La zona de elongación es un activo receptor para la deposición de los hidratos de carbono y nutrientes, que representa el 78% de los depósitos totales dentro de la hoja (Skinner y Nelson, 1995).

La zona de crecimiento de las hojas rara vez es deficiente en hidratos de carbono dando como resultado la escasa correlación entre la concentración de hidratos de carbono y la tasa de elongación foliar, en consecuencia la tasa de crecimiento foliar no se correlacionó significativamente con la fotosíntesis foliar (Skinner y Nelson, 1995). Las hojas a menudo acumulan carbohidratos en exceso de las necesidades de crecimiento porque tienen una alta prioridad para su uso, pero ocurre lo contrario cuando las plantas son cultivadas a muy baja irradiancia, las mismas reducen el macollaje y el crecimiento de la raíz (Nelson, 2000).

Fournier et al. (2005) demostraron que en pasturas de gramíneas, la longitud de las vainas antiguas tiene una fuerte influencia sobre la elongación de las láminas y la longitud de la vaina de las hojas que crecen dentro. Los verticilos más largos se asocian generalmente con hojas más largas, que crecen más rápidamente principalmente debido a que tienen una zona de elongación mayor ya que produce un flujo de células superior.

Begg y Wright, citados por Duru y Ducrocq (2000) sugieren que la aparición de la punta de la hoja sobre la vaina y la luz envuelve un mecanismo donde la longitud de la vaina regula la producción de células.

La aparición del ápice corresponde a la cesación de la multiplicación celular (Skinner y Nelson, 1995), después de lo cual sólo hay una fase de expansión celular. Por esta razón, la longitud de la vaina determina el número de células, y por consiguiente la longitud de la lámina (Duru y Ducrocq, 2000).

Cuando la hoja emerge, crece a una tasa elongación foliar diaria constante, después de un periodo de tiempo correspondiente a la duración de la elongación foliar, la cual es proporcional al intervalo de aparición foliar, la hoja en elongación alcanza su tamaño final y permanece verde durante su vida media foliar (Lemaire y Agnusdei, 2000).

2.5. MORFOGÉNESIS DE LA PLANTA Y ESTRUCTURA DE LA PASTURA

La morfogénesis se define como el estudio del origen (*génesis*) y del desarrollo de los diferentes órganos de un organismo, junto con las transformaciones determinan la producción y los cambios en la forma (*morphe*) y estructura de la planta en el espacio a lo largo del tiempo (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996).

Los procesos morfogenéticos son descritos generalmente como la tasa de aumento del tamaño de la planta expresada en unidades de longitud, área o volumen. Cada día, el programa morfogenético crea una demanda en carbohidratos y proteínas para su realización, necesaria para cubrir el volumen expandido correspondiente, ésta demanda incluye tanto las estructuras de carbono y el costo respiración asociada a la elaboración de tejidos de la nueva planta (Lemaire et al., 1987).

La morfogénesis es definida a nivel de planta individual o unidades biológicas autotróficas, tal como un macollo adulto para una gramínea. Pero las pasturas no se encuentran como plantas individuales, sino que son una población de unidades biológicas cuya morfogénesis depende de las interferencias de las plantas vecinas. Por ende, la actividad morfogenética debe ser analizada a nivel de unidades biológicas, pero expresada a nivel de pastura (Lemaire y Chapman, 1996).

El programa de morfogénesis determina el funcionamiento y la coordinación de los meristemas en términos de las tasas de producción y de expansión de las nuevas células, a su vez, define la dinámica de expansión de los órganos en crecimiento (hoja, internudo, macollo, Lemaire et al., 1987), así como, sus tasas de desaparición por senescencia (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Agnusdei 2000).

Las variables morfogenéticas para plantas en estado vegetativo puede describirse básicamente por la tasa de aparición foliar, la tasa de elongación foliar y la vida media foliar (Chapman y Lemaire, 1993), éstos caracteres son genéticamente determinados, además son influenciados por variables ambientales como temperatura, nutrición nitrogenada, estado hídrico, etc, (Lemaire y Chapman, 1996).

Estas características morfogenéticas dan origen a las características estructurales del canopeo vegetal: longitud final de la hoja, densidad de macollos, número de hojas vivas por macollo, que a su vez determinan el índice de área foliar de la pastura (Lemaire et al. 1987, Chapman y Lemaire 1993,

Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1999), las cuales se representan en el diagrama siguiente.

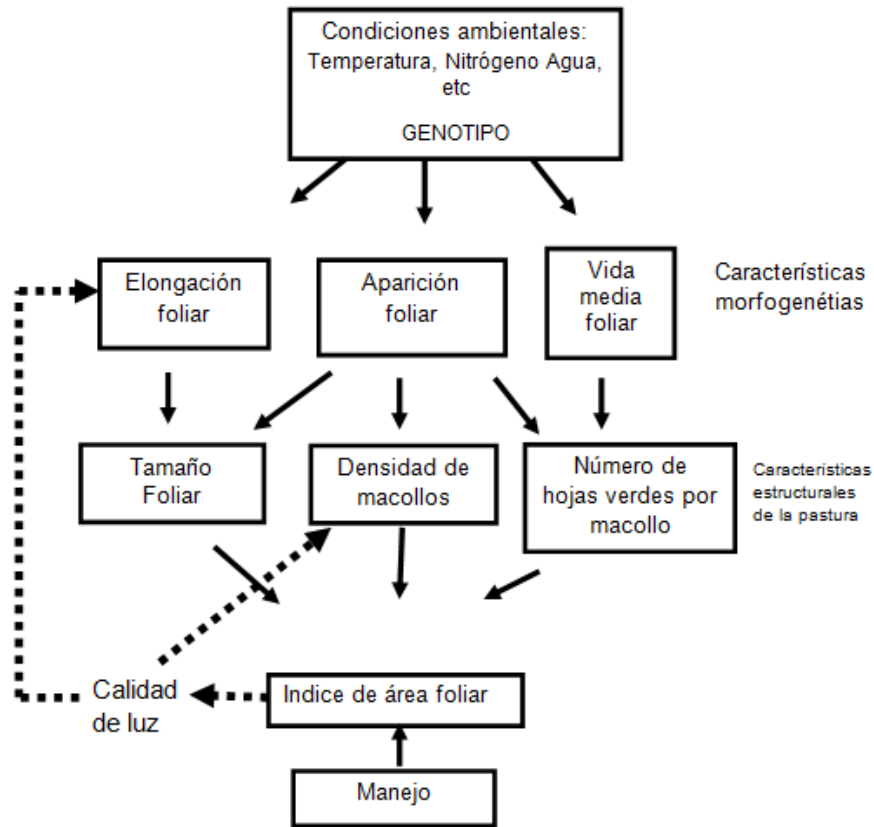


Figura No. 1. Relación entre las variables morfológicas y las características estructurales de la pastura

El índice de área foliar es la variable estructural de las pasturas de mayor relevancia en la determinación de la cantidad de radiación interceptada y del carbono fijado que se destina a las funciones de síntesis del tejido vegetal (Whitehead, citado por Marino et al., 1996), siendo la principal variable que tiene alta correlación con las respuestas tanto vegetales como animales y el ambiente de la pastura (Lemaire y Chapman, 1996) y de este modo afecta la dinámica del rebrote la pastura (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Cuanto mayor es el índice de área foliar de una pastura (área de hojas en el dosel dividido por el área de terreno), mayor es la proporción de radiación incidente interceptada por el canopeo, la tasa crecimiento de la pastura

aumenta hasta alcanzar el índice de área foliar "óptimo", donde el 95 -100% de la luz incidente es interceptada (Donald, citado por Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996). En este punto, la fotosíntesis es máxima (Gastal y Belanger, 1993) y es cuando se alcanza la máxima tasa de crecimiento neto foliar, por tanto, la tasa de elongación foliar es mayor que la tasa de senescencia (Lemaire y Chapman, 1996).

El índice de área foliar "óptimo" varía con la temporada y con las especies de plantas, es mayor en primavera y verano, cuando las intensidades de luz son mayores (Brougham, Black, citados por Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996) y es mayor para las especies erectas en que las hojas se desplazan hacia la vertical, por ejemplo, la mayoría de las especies de gramíneas (Brougham, King y Evans, citados por Chapman y Lemaire, 1993) que para las especies planófilas (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996).

Poco después que el índice de área foliar "óptimo" se ha alcanzado, aumentar aún más el índice de área foliar de la pastura no conduce a un aumento significativo de la fotosíntesis bruta del canopeo (Lemaire y Chapman, 1996).

En este punto la tasa de acumulación neta de la pastura comienza a disminuir como las hojas en las capas inferiores del canopeo están a la sombra, debajo de su punto de compensación de luz, de modo que hay una pérdida neta de carbono a través de estas hojas por medio de la respiración (Donald, citado por Chapman y Lemaire, 1993). En este caso, la tasa de senescencia se incrementa hasta alcanzar valores iguales a la tasa de elongación foliar; en esta condición la tasa de crecimiento neto foliar disminuye y puede llegar a cero (Lemaire y Chapman, 1996).

El rendimiento techo se alcanza cuando las tasas de producción tejidos bruto son igualadas por las tasas de tejidos muertos y no hay más acumulación neta de biomasa resultante (Chapman y Lemaire, 1993).

Las características estructurales determinan la manera en que los tejidos en la hoja se disponen en el espacio y, en particular, la distribución vertical de los tejidos, determinando la presión y la probabilidad de defoliación de los animales en el pastoreo, y también la proporción de tejido foliar remanente que se deja para asegurar la regeneración de plantas después de la defoliación (Lemaire, 1999).

Así, con el mismo nivel de índice de área foliar obtenido con una adecuada nutrición de carbono, corresponderá a estructuras muy contrastantes en la cubierta vegetal, donde una alta densidad de pequeños macollos garantiza un buen rebrote después de la defoliación pero restringe el consumo por los animales y en el caso opuesto con una baja densidad de macollos grandes, maximizo la ingestión, pero limito la capacidad de rebrote después de la defoliación (Lemaire, 1999).

2.5.1. Tasa de elongación foliar

La tasa de elongación de las hojas parece ser la variable morfogénica más directamente relacionada con el rendimiento forrajero y el rendimiento por macollo, aunque la selección genética para la alta tasa de elongación de las hojas se correlaciona negativamente con los macollos por planta (Skinner y Nelson, 1994), por su asociación con el rendimiento se ha utilizado como criterio de selección en el fitomejoramiento (Hazard, 1996).

La 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 y está determinada por factores ambientales que tienen un efecto casi inmediato sobre la elongación de láminas y vainas (Colabelli et al., 1998).

La elongación foliar se limita a un área en la base de la hoja en expansión que está protegido por las vainas de las hojas más viejas (pseudotallo) y es determinada por la longitud de la zona de la elongación y la tasa de elongación por segmento de la hoja de dicha zona. El aumento de la tasa de elongación foliar puede ser resultado de aumentar tanto la longitud de la zona de elongación y/o la tasa de elongación foliar segmentaria (Skinner y Nelson, 1995).

Para Colabelli et al. (1998) el ancho foliar presenta normalmente variaciones de menor magnitud que la tasa de elongación foliar. Según Bultynck et al. (2004) la tasa de elongación foliar de *Aegilops* y *Triticum sp.* fue correlacionada fuertemente y positivamente con el ancho de la hoja, pero no con la duración de elongación foliar.

La rápida expansión del área foliar es un rasgo deseable en las primeras etapas del crecimiento de los cultivos, esto lleva a un rápido cierre del canopeo, lo que reduce la evaporación de la superficie del suelo y por lo tanto el aumento del uso eficiente del agua del cultivo (Richards et al., citados por Bultynck et al., 2004). Además, Van den Boogaard et al., citados por Bultynck et al. (2004)

demonstraron que la más rápida tasa expansión de área foliar se correlacionó positivamente con la biomasa aérea. El desarrollo rápido del canopeo hará que el cultivo sea más competitivo con las malezas por la intercepción de luz (Lemaire, 2001).

2.5.1.1. Caracterización de genotipos según la selección de tasa de elongación foliar alta o baja y sus consecuencias con la aplicación de diferentes manejos

Las especies con mayor rapidez de hojas en elongación mostraron un aumento del ancho de la hoja y el área foliar, mayor asignación de biomasa a la hoja y menos a las raíces (Bultynck et al., 2004).

Una alta tasa de expansión foliar produce rápidamente una superficie fotosintética más grande y así permite promover una tasa de establecimiento y de rebrote más alta después del pastoreo (Gao y Wilman, 1994).

La interacción entre crecimiento foliar y macollaje se explicaría por la dependencia recíproca entre la tasa de elongación foliar, la duración de la elongación foliar, la longitud foliar final, y la tasa de aparición foliar, estas características son interdependientes en su control en el forraje y el crecimiento de la pastura (Bahmani et al., 2000).

Reconociendo la estrecha relación entre el crecimiento foliar y el macollaje, la selección genética por alta tasa de elongación foliar redujo la tasa de macollaje (Zarrouh et al., citados por Skinner y Nelson, 1994), debido principalmente al desarrollo de menor número de sitios de macollos (menor tasa de aparición foliar), pero también debido a la menor utilización del sitio (Nelson, 2000).

La selección de las altas tasas de crecimiento de la hoja reduce el macollaje a través de la alteración de la ontogenia de la planta alargando el filocrón, quizás debido al aumento de la sombra de las hojas más grandes y a su mayor índice de área foliar (Casal et al., 1985). También se reduce el sitio de uso (Casal et al., 1985), como consecuencia de la división celular más activa de las hojas con alta tasa de elongación foliar (Nelson, 2000).

Para Gautier et al. (1999), Bahmani et al. (2000) la selección por tasa de elongación foliar alta y longitud de lámina larga, no produjo cambios en el filocrón, aunque se asoció con un sitio de llenado reducido, lo cual no necesariamente resultó en la reducción del número de macollos por planta. En

este caso no se dio la interdependencia entre las características: tasa de elongación foliar y macollaje.

La asociación negativa entre la tasa de elongación foliar y el sitio de llenado en las líneas genéticas caracterizadas por una tasa de elongación foliar alta y hojas largas, podría explicarse por la acumulación del índice área foliar de la pastura más rápidamente, causando sombreado basal y cambios en la calidad de la luz, lo cual se asocia con la supresión de yemas del macollo más temprano en el ciclo del rebrote, consecuencia de la competencia entre macollos hijos y los meristemos adyacentes de la hoja por el carbono disponible (Gautier et al., 1999).

Gautier et al. (1999) realizaron comparaciones de poblaciones de *Lolium perenne* de hoja corta y de hojas largas según diferentes manejos.

En condiciones de cortes infrecuentes, la población de hoja larga fue dominante sobre la población de hoja corta e incremento rápidamente en porcentaje. La población de hoja larga parece ser una mejor competidora por la luz que la población de hoja corta, debido al acceso al nivel superior del canopeo a través de sus hojas más largas y también tiene rápido establecimiento de área foliar (por la aparición de macollos en una etapa más temprana y mayor área foliar por macollo) aumentando la disponibilidad de asimilados (Gautier et al., 1999).

Bajo cortes frecuentes, la mejor adaptación de la población de hoja corta está relacionada con su sitio de llenado más alto y su menor sensibilidad a la reducción del área foliar, que podría explicarse por la mayor partición hacia la raíz (Gautier et al., 1999).

La defoliación reduce el sitio de llenado y el filocrón de los genotipos de hoja larga pero no los de hoja corta. Esta respuesta diferencial podría deberse a diferencias en la proporción de follaje eliminado en la hoja en crecimiento y / o al área foliar residual debido a la diferente arquitectura de la planta (Richards, citado por Gautier et al., 1999).

La reducción del filocrón de hoja larga después de la defoliación podría resultar de un aumento en la distribución de los hidratos de carbono a la región del crecimiento de la hoja y de un aumento en la tasa de elongación foliar (Richards, citado por Gautier et al., 1999). La zona de crecimiento de la hoja es un fuerte sumidero de hidratos de carbono que puede privar a los otros sumideros, tales como las yemas del macollo (Nelson, 2000).

La defoliación afectó el suministro de carbono de manera más drástica en hoja larga que en hoja corta, lo que provocó una reducción en el sitio de llenado mientras que el sitio de llenado del hoja corta no se modificó. Esta hipótesis está de acuerdo con las diferencias en la asignación proporcional de la materia seca a las raíces observadas entre las dos poblaciones. La población de hoja corta tiene relativamente más materia seca de raíz que la población de hoja larga (Gautier et al., 1999).

Por otra parte, estos datos están de acuerdo con la hipótesis de que el suministro de energía en la planta regula el macollaje (Mitchell, citado por Gautier et al., 1999) y que la aparición de macollo depende del suministro de carbón local (Bos y Neuteboom, citados por Gautier et al., 1999).

2.5.2. Tasa de elongación foliar a nivel del macollo

Según Berone et al. (2007) la capacidad de elongación foliar por macollo, se explica por el número de hojas (número de meristemas intercalares activos) que elongan a la vez y/o la tasa (actividad del meristema intercalar) a la cual cada hoja elonga.

La mayor tasa de elongación foliar por macollo de *Bromus stamineus* en macollos vegetativos de igual tamaño en comparación con *Lolium perenne* estaría determinada por un mayor número de hojas (número de meristemas intercalares) creciendo activamente pero no por el crecimiento por hoja (actividad del meristema intercalar) de las hojas individuales, ya que ésta característica resultó similar entre las especies (Berone et al., 2007).

La iniciación y el crecimiento de hojas constituyen el destino prioritario de los asimilados disponibles, y por lo tanto una mayor elongación foliar y/o mayor número de hojas que elongan a la vez, podrían ir en detrimento con la producción de macollos hijos (Berone et al., 2007).

Silisbury, citado por Duru y Ducrocq (2000) encontraron que la tasa de extensión laminar a nivel de macollo permaneció constante, aunque la tasa de aparición de hojas disminuyó con el tiempo, esta disminución se compensa con láminas más largas. También con el tiempo incrementó la duración de crecimiento y la vida media foliar. Estos cambios fueron asociados con un incremento de la longitud en la vaina la cual gobierna ambos la tasa de aparición foliar y la duración de crecimiento (Duru y Ducrocq, 2000).

Parece que el uso de carbono para el crecimiento, es controlado través de la estructura del macollo, cuando la pastura crece, las hojas se hacen más

largas, pero aparecen más lentamente, y por consiguiente el crecimiento laminar a nivel del macollo es casi constante. La longitud de la lámina y su tasa de aparición son ambos dependientes de la longitud vaina y la tasa de crecimiento laminar (Duru y Ducrocq, 2000).

2.5.3. Vida media foliar

La vida media foliar es el período de tiempo en que una porción dada del tejido foliar que aparece, permanece verde, y se acumula sobre los macollos adultos individuales sin pérdidas de senescencia (Lemaire y Agnusdei, 2000).

La vida media foliar determina la cantidad de tejidos foliares máximo que puede ser acumulado en un solo macollo (Lemaire, 1999), lo que los anglosajones denominan rendimiento techo (Lemaire y Chapman, 1996).

Es importante notar aquí, que no es el máximo de hojas vivas que determina fundamentalmente el rendimiento techo de la pastura, sino la vida media foliar (Lemaire y Chapman, 1996).

La vida media foliar determina el máximo de número de hojas vivas en un macollo individual, que puede soportar cuando su rendimiento techo es alcanzado (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Los genotipos que difieren en la vida media foliar, muestran capacidad de almacenamiento muy diferentes, pero pueden tener la misma velocidad de producción bruta de los tejidos foliares. Esto significa que para evaluar la productividad de los genotipos, se pueden comparar su productividad primaria (tasa de acumulación bruta de los tejidos foliares) y también, conocer la vida media foliar con el fin de saber cuál es el tiempo de rebrote máximo que hay respetar antes de su pérdida por senescencia para optimizar la cosecha de los tejidos foliares (Lemaire, 1999).

La vida media foliar de diferentes especies de gramíneas forrajeras parece estar genéticamente determinada, es fundamentalmente controlada por la temperatura, y para un determinado genotipo, puede ser expresada en grados-días (Lemaire, 1999).

Otros factores ambientales, como el estrés hídrico y la disponibilidad de nitrógeno, afectan la longevidad de las hojas. Ante situaciones de sequía o de severos déficit de nitrógeno se acelera la senescencia y, por lo tanto la vida media de las hojas es más breve y disminuye la cantidad de hojas vivas por macollo (Colabelli et al., 1998).

Una especie con vida media foliar larga y una tasa de aparición foliar baja, como en el caso de *Festuca arundinacea*, en comparación con *Lolium perenne*, se puede esperar que se acumulen más hojas largas y por ende mostrar mayor capacidad de rendimiento techo (Lemaire y Agnusdei, 2000).

En situación de temperatura constante, el rendimiento techo se alcanza después del período correspondiente a la vida media foliar, cuando cada hoja senescente comienza a sustituirse por una nueva hoja del mismo tamaño y conduce a un balance entre la aparición y desaparición de los tejidos foliares sobre los macollos individuales (Lemaire y Chapman, 1996). En esta etapa de crecimiento, la cantidad máxima de tejido foliar verde permanente por macollo (rendimiento techo) es alcanzado y no más acumulación herbácea puede ser obtenida en la pastura, salvo que hubiera un incremento en la densidad del macollaje (Matthew et al., 2000).

Éste sincronismo entre la aparición de una hoja nueva y el comienzo de la senescencia de la hoja más vieja, lo cual explica que la velocidad de producción de órganos foliares esté en relación directa con el crecimiento neto de la cubierta vegetal (Colabelli et al., 1998).

En situaciones de aumento en la temperatura, tal como en primavera, las nuevas hojas producidas a mayores temperaturas tienen mayor tamaño que las hojas senescentes producidas más temprano, lo que conduce que la masa del tallo vivo incremente, pero a tasas inferiores (Lemaire y Chapman, 1996). En esta situación cuando las temperaturas son favorables, la tasa de crecimiento es mayor y por lo tanto la vida media foliar (longevidad de las hojas) es menor y la tasa con que se recambian las hojas es mayor. Esto implica, por ejemplo, que si en ésta época, el período de descanso excede los 25 días para una pastura de *Festuca arundinacea*, una importante proporción de hojas habrá senescido y muerto sin que lleguen a ser consumidas por el ganado (Colabelli et al., 1998).

En situaciones de temperatura decrecientes, tal como en otoño e invierno, la masa del tallo vivo comienza a disminuir (Lemaire y Chapman, 1996). En este caso si el tiempo de descanso para una pastura de *Festuca arundinacea* es mucho menor a 50 días, cada pastoreo ocurrirá antes que los macollos hayan alcanzado la máxima cantidad de hojas vivas, por lo que se perjudicará el vigor y la capacidad de rebrote de las plantas (Colabelli et al., 1998).

La vida media foliar es una característica que se puede utilizar para describir las diferencias en el funcionamiento de la planta, lo que permite una

clasificación entre especies de crecimiento "lento" y "rápido" (Garnier et al., citados por Lemaire, 2001).

Según la teoría de "Tilman" las especies con vida media foliar larga tienen tasas de crecimiento lenta, asociada con alto grado de conservación de los recursos internos, por lo que persisten mejor en suelos con malas condiciones que las especies con vida media foliar corta. En las condiciones de suelo fértil las especies más competitiva, son las de vida media foliar corta, las que tienen una alta tasa de adquisición de los recursos del suelo, mejorando el crecimiento de tallo para una captura de luz más rápida y se consideran especies de crecimiento rápido (Lemaire, 2001).

Como fue propuesto por Lemaire y Chapman (1996) la vida media foliar puede ser utilizada para la caracterización de las aptitudes diferenciales de las especies para la acumulación de tejidos foliares verdes y optimizar la producción de la pastura.

La importancia del conocimiento de la vida media foliar de diferentes especies para el manejo del pastoreo en pasturas, determina en gran medida la proporción de producción herbácea bruta la cual efectivamente es removida por el pastoreo animal en un programa de manejo (Lemaire y Chapman, 1996).

La producción cosechable es la parte de la producción primaria que se puede cosechar antes de la senescencia (Chapman y Lemaire 1993, Mazzanti et al. 1994, Lemaire y Chapman 1996).

En pasturas mantenidas a un índice de área foliar constante, cualquier reducción en la producción de tejidos foliares consecuencia de carencia de nitrógeno, estrés hídrico, temperaturas bajas, es acompañado por una reducción en la densidad de stock para el mantenimiento del estado de las pasturas, dirigiendo a un incremento en el intervalo de defoliación foliar y un incremento del tejido foliar senescente que afecta la eficiencia de uso herbáceo del sistema. La magnitud de dicho efecto depende de la vida media foliar de las especies de las gramíneas en la pastura (Lemaire y Chapman, 1996).

Así esta característica morfogenética podría ser un parámetro importante a tener en cuenta para la adaptación al manejo de la pastura. Podemos postular que la reducción en la eficiencia del pastoreo inducidos por una disminución en el crecimiento de gramíneas y la densidad de stock podría ser mayor para las especies de vida media foliar corta que para los que tienen un período vida media foliar más larga (Lemaire y Chapman, 1996).

Cuando el intervalo de defoliación es menor que la vida media foliar, sólo la fracción de material de la hoja debajo de la altura de defoliación tiene senescencia y se descompone. Lo inverso ocurre cuando el intervalo de defoliación es mayor que la vida media foliar, una mayor proporción de material foliar producida se pierde por senescencia y la diferencia entre la producción primaria y la producción de cosechable se incrementa (Chapman y Lemaire, 1993).

2.5.4. Senescencia foliar

En la mayoría de las especies forrajeras, la senescencia es un proceso ontogénico el cual dirige a la muerte de los órganos y la acumulación de desperdicios. La acumulación de material senescente estaría afectando la capacidad fotosintética y así a la productividad (Lemaire y Chapman, 1996).

El proceso de senescencia es gradual y comienza en el ápice de la hoja, que es el parte más antigua y se extiende hasta la base. El progresivo amarillamiento junto con la deshidratación son los primeros signos de senescencia visible y finalmente la hoja se vuelve marrón. En las etapas iniciales de este proceso, parte de los componentes de las células se moviliza y redistribuyen, pero la mayoría se utiliza en la respiración del órgano senescente (Hodgson, citado por Lemaire y Chapman, 1996).

Otro de los factores extrínsecos de la planta que afecta a la tasa de senescencia foliar es el manejo, la evaluación de las plantas de *Lolium perenne* tuvieron una respuesta lineal de la tasa de senescencia foliar a la altura, promoviendo así una baja tasa de acumulación de forraje (Davies, 1977).

Thomas y Stoddart, citados por Duru y Ducrocq (2000) muestran que la senescencia laminar depende principalmente de las condiciones a las que fue sometida durante su crecimiento, y no del tiempo durante el cual se convirtió en senescente. Como las láminas recién producidas crecieron más y más, también aumentaron las que se estaban convirtiendo en senescente. Por lo tanto el flujo senescente tiende a convertirse en constante una vez que la primera hoja que apareció se volvió senescente (Duru y Ducrocq, 2000).

Durante la fase reproductiva, las bajas tasas de senescencia foliar se puede ser atribuir a la mejor distribución de luz, que puede ser debido a la elongación del tallo por lo tanto, una mejor luminosidad en las plantas del canopeo (Woledge, citado por Santos et al., 2004). Por otra parte, la senescencia es el desarrollo regulado y controlado hormonalmente (Hopkins, citado por Santos et al., 2004) y por lo tanto los cambios hormonales

provocados por la iniciación floral es probable que modifique la senescencia también (Santos et al., 2004).

2.5.5. Tasa de aparición foliar y filocrón

La tasa de aparición foliar provee un apoyo para la descripción y la mejora del entendimiento del control genético y ambiental en la tasa de desarrollo de las gramíneas (Rickman y Klepper, 1995).

La tasa de aparición foliar mide el número de hojas que aparecen por unidad de tiempo, que es el inverso del filocrón, proporcionando así una escala de tiempo para el estudio de la morfogénesis de la planta (Lemaire y Agnusdei, 2000). El filocrón es un evento ontogénico, que desempeña un papel estratégico en la adaptación morfológica de la planta a la defoliación (Lemaire, 2001), pudiendo determinar el inicio, intensidad y la frecuencia de la misma (Bohomme, citado por Ferri et al., 2008).

La tasa de aparición foliar posee un rol principal en la determinación de la estructura del canopeo (Lattanzi et al., 1996). Cualquier cambio en la tasa de aparición foliar, debido a la temperatura o a la calidad de la luz tendrá un efecto sobre el tamaño de la hoja, el número máximo de hojas por macollo, y la densidad de macollos (Lemaire, 2001).

En las gramíneas el filocrón se define como el intervalo de tiempo transcurrido entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo por encima de las vainas antiguas (Rickman y Klepper 1995, Wilhelm y McMaster 1995).

El filocrón depende, principalmente, del momento en el cual se inicia la elongación foliar y de la duración de dicha expansión a través del pseudotallo (Skinner y Nelson 1995, Fournier et al. 2005). Así que cualquier factor que afecte la relación entre la longitud de la vaina y la tasa de expansión foliar puede afectar al filocrón (Skinner y Nelson, 1995).

Durante cada filocrón se agrega un fitómero al tallo, que es la unidad básica de desarrollo y crecimiento de las gramíneas (Wilhelm y McMaster, 1995).

La tasa de aparición foliar es una característica genotípica, que varía entre y dentro de especie. La variabilidad dentro de genotipos es de menor magnitud que entre genotipos diferentes. Los valores de los filocrones pueden duplicarse y hasta triplicarse cuando se compara distintos materiales genéticos, ver anexo No. 1 (Colabelli et al., 1998).

Para ciertas gramíneas, el filocrón es relativamente constante a través de la estación de crecimiento (Rickman y Klepper 1995, Lattanzi et al. 1996) y durante largos períodos de desarrollo de la planta (Lemaire y Agnusdei, 2000).

La tasa de aparición de hojas para gramíneas templadas tiene una fuerte relación con la temperatura (Frank y Bauer 1995, Kirby 1995, Wilhelm y McMaster 1995), pero las temperaturas por encima o por debajo del óptimo alargan el filocrón (Wilhelm y McMaster, 1995). La luz interviene en menor grado (fotoperiodo, la cantidad y calidad de radiación) como factor secundario (Kirby 1995, Wilhelm y McMaster 1995) y depende poco del nivel nutricional del nitrógeno (Lemaire y Chapman, 1996).

Otros factores que afectan la aparición foliar incluyen, el agua, la salinidad, el CO₂, tamaño de semilla, la profundidad de plantación y la resistencia del suelo (Wilhelm y McMaster, 1995), lo cuales son de menor importancia y tienen impacto escaso o nulo sobre los valores del filocrón medido en condiciones de campo (Kirby, 1995). También los cambios fisiológicos de las plantas pueden determinar variaciones en dicho parámetro (Colabelli et al., 1998).

Lo anterior conlleva que a excepción de la temperatura, las tasas de aparición foliar son generalmente menos plásticas en respuesta al medio ambiente que las tasas de crecimiento foliar y macollaje (Nelson, 2000).

Aunque el filocrón es frecuentemente constante a través de la vida de la planta (Frank y Bauer, 1995), puede aumentar gradualmente a medida que aumenta el número de hojas producidas (Skinner y Nelson, 1995) o rápidamente luego de la iniciación floral (Cao y Moss, citados por Ferri et al., 2006).

La tasa de aparición foliar tiende a disminuir un poco con el desarrollo del canopeo, la duración del crecimiento foliar de las sucesivas hojas tiende a aumentar y, consecuentemente, también lo hace su longitud final (Sylsbury, citado por Duru y Ducrocq, 2000), este fenómeno podría ser consecuencia del aumento del tiempo necesario para la extensión de la hoja desde el ápice a través de la vaina cada vez más larga (Miglietta, citado por Duru y Ducrocq, 2000).

El aumento de la longitud de las vainas de las hojas sucesivas, probablemente debido a factores de sombreado y el desarrollo del macollaje (Skinner y Nelson, 1994).

Un nivel elevado de aparición de hojas es de suma importancia para la planta, ya que la hoja es responsable de la intercepción de luz. El tamaño de las hojas es también importante, pero en algunas especies es inversamente proporcional a su tasa de aparición (Lemaire y Chapman, 1996).

2.5.5.1. La tasa de aparición foliar como determinante de la estructura y dinámica de la pastura

La tasa de aparición foliar juega un rol central en el programa morfogénico de la planta debido a su influencia directa en cada uno de los tres componentes de la estructura de la pastura y en el flujo de material de las pasturas (Lemaire y Chapman 1996, Colabelli et al. 1998, Lemaire 1999), como muestra en el diagrama en la figura No. 2.

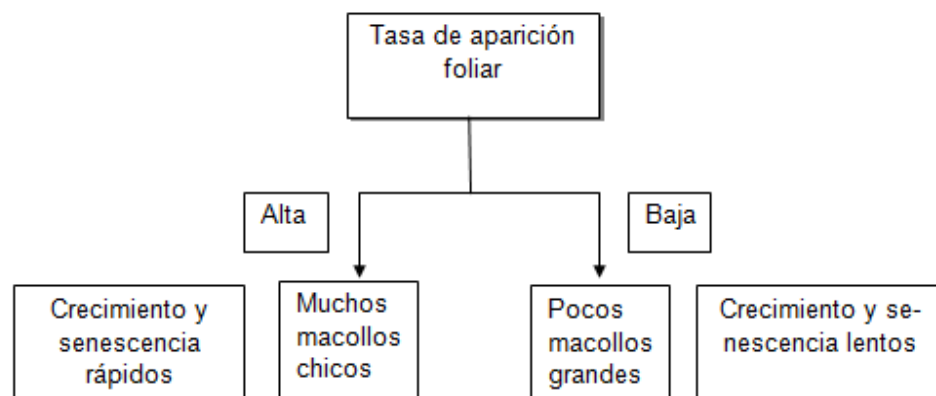


Figura No. 2. Relación entre la tasa de aparición foliar y la estructura de las pasturas y el flujo de material
Fuente: Colabelli et al. (1998)

En las gramíneas, la tasa de aparición foliar permite determinar el tiempo necesario para la renovación del tejido foliar (vida media foliar), debido a que en general el número de hojas por macollo puede permanecer relativamente estable por un largo período (Mazzanti y Lemaire, 1994).

Las variaciones inter-específicas en la tasa de aparición foliar determina en gran medida la estructura de la pastura, donde las altas tasas de aparición foliar corresponden a pasturas con altas densidades de macollos pequeños, por

ejemplo *Lolium perenne* (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996) y número alto de hojas cortas por macollo, conduciendo una estructura de pastura densa y corta (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Cuando los genotipos poseen bajas tasas de aparición foliar conduce a pasturas con una baja densidad de mocollos grandes como *Festuca arundinacea* (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996), tendiendo a producir pocas hojas largas por macollo, dirigiendo potencialmente a una estructura de la pastura alta (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Demostando lo anterior, para un estado constante de índice área foliar de tres, las pasturas de *Festuca arundinacea* tuvieron una densidad de macollaje de alrededor de 4-6.000 macollos m⁻² la cual puede ser comparada con 10-15.000 macollos m⁻² clásicamente observado en pasturas de *Lolium perenne* (Mazzanti et al., 1994). El doble de densidad de macollos en *Lolium perenne* corresponde a una tasa de aparición foliar dos veces mayor y explicaría en gran medida estos contrastes (Lemaire y Chapman, 1996).

En la medida en que los intervalos de aparición de las hojas se prolongan como por ejemplo el caso de *Festuca arundinacea*, la senescencia se desencadena más tardíamente y, obviamente, la máxima acumulación neta de tejido foliar se posterga en igual medida (Colabelli et al., 1998).

Desde el punto de vista de eficiencia en la utilización del forraje producido, aquellos genotipos que presentan un recambio foliar más acelerado, como es el caso del *Lolium perenne* 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 confieren a las plantas aptitudes para adaptarse a la extracción frecuente de tejido foliar (Colabelli et al., 1998).

Con el mismo criterio, los genotipos con baja tasa de aparición de hojas, caso de *Festuca arundinacea* 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 (Colabelli et al., 1998).

Para praderas de *Bromus willdenowii* la relación negativa entre tasa de aparición foliar y macollaje no se dio. La menor tasa de macollaje no se debió a la falta de sitios de macollos porque tuvo mayor tasa de aparición foliar, sino al pobre relleno de estos sitios. El menor sitio de llenado se produjo a causa de mayores retrasos en la aparición del macollo más joven axilar y la falta de

macollos a partir de yemas axilares emergentes de los macollos basales (Hume, 1990).

El bajo número de macollos en la pradera de gramíneas *de Bromus willdenowii* fue compensado por un mayor peso por macollo. La pradera de gramíneas *de Bromus willdenowii* tenía más hojas vivas por macollo, una mayor área por hoja y un área foliar alta por planta, esto se explicaría por la tasa de aparición foliar alta, hojas grandes y un desarrollo reproductivo rápido, pero tuvieron bajos niveles de sitio de llenado, de tasa de macollaje, de número final de macollos y menor calidad de forraje durante el crecimiento reproductivo (Hume, 1990).

2.5.6. Tasa de macollaje

Según Lemaire (2001) la tasa de macollaje es el resultado de la tasa de aparición foliar, la cual determina la tasa de aparición del sitio potencial de macollos (aparición de yemas) y del sitio de llenado (“site filling”).

El sitio de llenado describe el uso actual de esos sitios (Davies, citado por Chapman y Lemaire 1993, Skinner y Nelson 1994, Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1999).

Davies, citado por Colabelli et al. (1998) definió al sitio de llenado como la capacidad de las yemas axilares para desarrollar un nuevo macollo.

En general, la tasa de aparición foliar controla el número de yemas producidas por macollo y la duración de la elongación foliar. Cuando la tasa de aparición foliar disminuye, la duración de elongación foliar aumenta (Robson, citado por Bahmani et al., 2000) y el número de yemas producidas por macollo decrece, ya que emerge una yema del macollo en la axila de cada hoja (Bahmani et al., 2000).

Sin embargo, la aparición del macollo también depende de la predisposición de las yemas del macollo para desarrollarse dentro de los macollos, ya que no todas las yemas tienen la capacidad para desarrollar un nuevo macollo (Bahmani et al., 2000).

Considerando más o menos el retraso de dos filocrones o más, dependiendo de las especies, es posible calcular directamente el número de macollos máximos que pueden aparecer durante un filocrón, el cual, corresponde al concepto de “sitio de uso” (Skinner y Nelson, 1994) o “sitio de llenado” (Davies, citado por Lemaire y Agnusdei 2000, Bahmani et al. 2000).

Según Matthew et al. (2000) la relación entre la aparición de macollos según la aparición de hojas, denominado sitio de llenado, fue la primera medida ampliamente utilizada como el porcentaje de yemas que más tarde se convierten en macollos, y tiene un máximo teórico de 0,69, suponiendo estrictamente una secuencia entre la aparición del macollo y un retraso de un filocrón entre la hoja y la aparición del macollo para un determinado fitómero.

Los factores internos que regulan el proceso de macollaje de una gramínea (Colabelli et al., 1998), son el filocrón y el "sitio de llenado" que este último es la tasa de desarrollo de una yema dentro de un macollo (Gautier et al. 1999, Lemaire 2001).

2.5.6.1. Formación de los macollos

La capacidad del macollaje es un punto clave para un buen establecimiento y persistencia de las pasturas, es muy importante para la formación temprana de la pastura y para su permanencia después de defoliaciones severas. El macollaje de las gramíneas forrajeras sería una de las características más importante para una mayor productividad de la misma (Carámbula, 1977).

La existencia de un macollo comienza en la yema en cada axila en la base de la hoja. El primer macollo generalmente emerge de la axila de la hoja sobre el tallo principal, una vez que se acumulan dos hojas sucesivas expandidas (Skinner y Nelson, 1994). Los macollos siguientes se ubican en una sucesión acropétala. 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 (Colabelli et al., 1998).

El primer paso del macollaje es la iniciación de la yema del macollo, este proceso probablemente implica citoquininas (Evans y Barton, citados por Nelson, 2000).

El segundo paso es la liberación de la yema axilar y sus asociados tejidos para desarrollar y elongar el macollo visible, y es coordinado con varios acontecimientos casi simultáneos. La liberación de la yema axilar parece ser coordinada con la etapa en que se detiene la división celular en la vaina en el mismo nudo (Skinner y Nelson 1994, Nelson 2000).

El flujo de materiales vivientes de la hoja senescente puede estar disponible para apoyar el crecimiento o puede contener inhibidores. Al parecer

la parte superior más desarrollada del macollo tiene prioridad en el desarrollo del canopeo (Nelson, 2000).

Sin embargo para los canopeos que son defoliados, a menudo hay un mayor grado de macollos en libertad, tal vez porque el deshoje altera el ambiente lumínico en la base del canopeo (Gautier et al., 1996).

Para formar un macollo el medio ambiente ha de ser adecuado para garantizar la supervivencia y el crecimiento del mismo en forma continua, probablemente depende de la capacidad de los macollos jóvenes en convertirse en auto-suficientes en el suministro de carbono y desarrollar raíces. Por lo tanto, la luz adecuada para la adquisición de carbono por el nuevo macollo es crítica para la supervivencia (Nelson, 2000). Para Bahmani et al. (2000) el suministro de carbono es el factor más importante en la sobrevivencia de los macollos.

Frente a condiciones poco propicias los macollos de menor tamaño son sacrificados para asegurar la sobrevivencia de los mayores, siendo los más pequeños menos competitivos por los recursos (Saldanha et al., 2010).

El aumento del número de macollos por unidad de área se asociaron con la mayor intensidad de la luz y la duración del día y el descenso del número se asoció con el desarrollo reproductivo y el sombreado mutuo de los macollos (Peacock, 1975).

El macollaje generalmente aumenta cuando las variables abióticas colectivamente comienzan a ser más favorables para el crecimiento de las plantas. Las variables bióticas como el pastoreo y la competencia, también ejercen una influencia sustancial en el tiempo y magnitud de la iniciación del macollaje (Colabelli et al., 1998).

2.5.6.2. Causas de muerte de los macollos

La dinámica de los macollos es función de la tasa de aparición y de la tasa de muerte las que difieren con la estación de crecimiento y el manejo (Chapman y Lemaire, 1993).

El estrés puede afectar negativamente la tasa de macollaje y acelerar la muerte de hojas y macollos (Colabelli et al., 1998).

Una vez iniciado el macollo, crecen las hojas y se desarrolla el fitómero, similar al tallo principal, pero a veces no podrá sobrevivir para contribuir a la

acumulación de materia seca (Zarrouh et al., citados por Nelson, 2000). La muerte del macollo es una contribución importante al proceso dinámico de la regulación del macollaje en el canopeo (Nelson, 2000).

La muerte de macollos puede tener diferentes orígenes. La primera causa de muerte es la remoción de los ápices por el pastoreo animal. Este fenómeno es particularmente importante para pasturas reproductivas cuando los ápices son elevados desde el horizonte del suelo por la elongación de los internudos del tallo e ingresa en el horizonte del pastoreo. Pero incluso en pasturas vegetativas de algunas especies, tal como *Lolium perenne*, con régimen de defoliación laxo pueden inducir a la extensión de los internudos basales y aumenta el riesgo de decapitación de los ápices. La protección de los ápices vegetativos por la ubicación en o por debajo de la superficie del suelo es la adaptación más importante de las especies de gramíneas al pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996).

Lemaire y Chapman (1996) demostraron que la otra causa de la muerte de los macollos en pasturas densas es la economía del carbono, donde más materia seca es particionada al crecimiento de los macollos ya existentes y menos hacia el desarrollo de macollos nuevos en plantas sombreadas.

Predominantemente los macollos jóvenes mueren como resultado del sombreado de los macollos maduros y probablemente algunas yemas del macollo abortan antes de emerger (Ong, citado por Lemaire y Chapman, 1996).

Es importante que la planta sea capaz de sentir muy temprano en la ontogenia un canopeo cerrado y evitar la formación de macollos que sean improductivos y mueran rápidamente (Zarrouh et al., citados por Skinner y Nelson, 1994). Estas respuestas tempranas evitan que los hidratos de carbono y otros recursos valiosos se desperdicien en exceso en macollos, y permite la máxima eficiencia de la producción de área foliar (Skinner y Nelson, 1994).

2.5.7. Número de hojas verdes por macollo

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 (Colabelli et al., 1998).

El número de hojas vivas por macollo es determinada por el producto entre la vida media foliar y la tasa de aparición foliar (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996).

La respuesta a la temperatura a la vida media foliar, la tasa de aparición foliar y la senescencia foliar son similares, lo que lleva a un número máximo de hojas características para cada especie (Lemaire, 1999).

Aunque la expectativa de la vida media foliar y el número de hojas posiblemente puede ser ampliamente reducida en condiciones extremas de sombra (Davies, 1971).

Para mantener casi constante el número total de hojas verdes en un macollo, el período de la senescencia foliar debería corresponder aproximadamente a un filocrón (Lemaire, 1999).

En una condición de estado estable se alcanza un equilibrio entre la aparición de hojas y la muerte de estas, con un máximo de números de hojas vivas por macollo (Lemaire y Chapman, 1996), por lo tanto cada macollo mantiene una cantidad relativamente estable de hojas la mayor parte del ciclo de la planta (Colabelli et al., 1998).

El máximo de hojas vivas por macollo parece ser más o menos genéticamente constante, por lo general un promedio de 3 y 3,5 hojas por macollo de *Lolium perenne* (Davies, 1977) y 2.5 para *Festuca arrundinacea*, que corresponde a la vida media foliar expresada en números de intervalos de aparición foliar (Lemaire y Chapman, 1996).

El límite aparentemente construido para el número de hojas vivas presentes sobre un macollo tiene dos consecuencias interesantes. En primer lugar se puede calcular la vida media foliar. La segunda consecuencia es que después de la defoliación se llega a un punto en cualquier época del año en que una producción posterior de hojas nuevas sería compensada por la pérdida de las antiguas. Así, a menos que las hojas nuevas sean mucho más largas que las anteriores (como en el caso de primavera) el crecimiento neto de dicho macollo disminuirá, y puede detenerse por completo. Si por otra parte, la mayoría de los macollos en una pradera han alcanzado sus hojas completas, entonces no habrá más aumento neto en peso seco (Davies, 1977).

Lemaire (1999) observó que una disminución en la tasa de aparición foliar provoca un aumento en su tamaño final y un incremento correlativo en la tasa de senescencia lo que conduce a la ausencia de cambio en el número de hojas máximo por macollo neto.

2.5.8. Tamaño foliar

La combinación de la tasa de la elongación foliar y la tasa de aparición foliar permite determinar la longitud foliar de las hojas completamente expandidas (longitud foliar final), producidas por un macollo de gramínea (Lemaire, 1999) o sea el tamaño foliar, siempre y cuando las hojas se elongan a una tasa más o menos constante durante el período de elongación (Lemaire y Agnusdei, 2000).

La duración de la elongación foliar fue proporcional al filocrón (Robson, Dale, citados por Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996). El tamaño final de las hojas depende de cada especie (Colabelli et al., 1998).

Robson, citado por Duru y Ducrocq (2000) encontraron que el número de láminas simultáneamente en crecimiento no fue siempre el mismo, el tamaño foliar no fue una función constante de la tasa de elongación foliar y la tasa de aparición foliar para *Dactylis glomerata*.

La longitud de la hoja final se determina por el tiempo que el crecimiento de la hoja pasa dentro de las vainas antiguas ("whorl"). En otras palabras, se determina indirectamente por la longitud de las vainas de las hojas anteriores (Duru y Ducrocq, 2000).

A regímenes de temperatura constante, cuando se desarrolla el índice de área foliar ocurren cambios en el microclima de luz, provocando una disminución de la tasa de aparición foliar y aumentando la tasa de elongación foliar, lo que conduce a un aumento gradual en el tamaño de las hojas producidas sucesivamente (Lemaire, 1999).

Además, la tasa de la elongación de las hojas de gramíneas templadas responden a la temperatura de acuerdo a un tipo de Gompertz en el rango de 0 a 25 ° C (Gastal et al., 1992), mientras que la tasa de aparición de hojas responde linealmente, lo que resulta en una variación no lineal del tamaño de la hoja con la temperatura (Lemaire, 1999).

A medida que se incrementa la temperatura el tamaño de las hojas también se incrementa, sucede lo inverso en invierno donde las hojas son más pequeñas. También la longitud del día tiene influencia sobre el tamaño de las hojas, se achican cuando los días son más cortos. Estas condiciones determinan que en un mismo macollo se observe que las hojas que se desarrollaron al inicio de la estación de crecimiento (fin de invierno) sean más

pequeñas y las hojas que se desarrollaron posteriormente, con temperaturas más favorables y días más largos, sean más grandes (Colabelli et al., 1998).

El déficit hídrico, la carencia de nutrientes y el sombreado afectan negativamente la elongación de las hojas, por lo que el tamaño final de hojas será menor (más cortas, Colabelli et al., 1998).

Después de la defoliación, la estructura del macollo de las gramíneas cambia considerablemente. En un primer momento, las hojas aparecen rápidamente desde el interior de la vaina, la duración del crecimiento aparente y su longitud madura es corta. La tasa de aparición foliar luego disminuye con un aumento en la duración y longitud del crecimiento foliar. A pesar de estos cambios observados a nivel de hoja, su integración a nivel del macollo conduce a un crecimiento foliar y tasas de senescencia más o menos constante. Pero el alcance de estos cambios es muy variable según la temporada de crecimiento y la temperatura (son mayores a altas temperaturas, Duru y Ducrocq, 2000).

2.5.8.1. Caracterización de genotipos según selección de hoja larga y corta

La longitud de hoja larga se ha asociado en algunos estudios con un aumento de la duración de la elongación foliar y la tasa de aparición foliar baja, resultando en menor número de macollos por planta. Tales respuestas se han observado en *Festuca arundinacea* (Robson, Allard, citados por Bahmani et al., 2000) y *Triticum aestivum* (Bos y Neuteboom, citados por Bahmani et al., 2000).

Sin embargo, para Bahmani et al. (2000) la selección de genotipos de hoja larga tuvieron tanto tasa de elongación foliar y tasa de aparición foliar alta, demostrando que estas dos variables no siempre están relacionadas negativamente.

Se ha encontrado en general que las hojas largas como una característica genotípica se asocian a una mayor producción de materia seca bajo cortes infrecuentes, sobre todo cuando el aumento de la longitud se asocia con caracteres que dan buena penetración y distribución de la luz en la pastura. Estos caracteres probablemente aumentan la accesibilidad al animal y al hacerlo puede aumentar el consumo animal. La consecuencia de un cambio en la longitud de hoja y vaina corresponde a un cambio en la cantidad de material cosechable. El genotipo de hoja corta de *Lolium perenne* era tan corto que muy poco material fue removido por un corte de 5 centímetros. (Davies, 1977).

2.6. 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 (Colabelli et al., 1998).

El balance de los estímulos y frenos del medio ambiente al desarrollo y al crecimiento de las plantas puede ser instantáneo o de más 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 a las demandas morfogénicas generadas (Colabelli et al., 1998).

Los factores ambientales importantes que afectan a la morfogénesis y estructura de las plantas son el nitrógeno, el agua, la temperatura, y la luz. El nitrógeno como material, ya que las células que participan en el metabolismo requieren de proteínas, el agua para la turgencia celular la cual es necesaria para permitir la elongación, la temperatura simplemente por su acción sobre la velocidad de la realización de los fenómenos y los recursos de luz como señales tróficas y fotomorfogénicas (Gillet et al., 1981).

El estudio de los factores ambientales relacionado con el crecimiento foliar permite entender el flujo de tejidos y la producción individual de los macollos (Colabelli et al., 1998).

2.6.1. Efecto de la temperatura sobre las características morfogénicas y estructurales de la pastura

La temperatura es el principal factor climático que determina el desarrollo foliar, la dinámica de producción y pérdida de forraje de las pasturas (Colabelli et al., 1998).

La temperatura es la señal ambiental primaria que gradúa la demanda del programa morfogénico y la oferta del sistema de asimilación, teniendo un papel de orientación instantánea (Gillet et al. 1981, Colabelli et al. 1998).

La temperatura afecta a las plantas mediante la alteración de la tasa diaria de los procesos metabólicos, por lo tanto, el principal efecto de la misma es en la tasa diaria de desarrollo de la planta (Monteith, citado por Jame et al., 1998).

Las respuestas del crecimiento foliar a los cambios de temperatura se producen en pocos minutos, debido a su efecto en el control enzimático de la división celular y elongación celular (Durand et al., citados por Nelson, 2000), por eso éste es el factor frente al cual los vegetales responden en forma instantánea (señal ambiental primaria) y permite predecir con precisión el comportamiento de las plantas a partir de las relaciones entre la temperatura y las características de las pasturas (Colabelli et al., 1998).

Robson et al., citados por Duru y Ducrocq (2000) opinan que la temperatura óptima para la mayoría de los aspectos de crecimiento de las hojas tiende a ser entre 20 y 25°C.

La longitud de la temporada de crecimiento de una pradera está determinada principalmente por la temperatura, que influye tanto en la frecuencia con que aparecen las hojas como en la velocidad a la que se expanden. Así, la temperatura es un factor determinante de la productividad estacional (Peacock, 1975).

Cuando la temperatura aumenta, la tasa de expansión de la lámina promedio y el número de láminas, incrementaron simultáneamente. Por lo tanto, la temperatura elevada acelera los cambios en las características del macollo que se producen a medida que progresa el crecimiento (Duru y Ducrocq, 2000).

La temperatura aumenta el número y tamaño de las células, la tasa de crecimiento laminar es más rápida (el período de duración del crecimiento es más corto), por ende se necesita menos tiempo para su aparición y las propias láminas son más largas. Por ejemplo con un aumento de temperatura de 10 a 20°C, la tasa de expansión laminar aumentó 1,5 veces, pero casi tres veces a nivel del macollo (Duru y Ducrocq, 2000).

Conociendo las relaciones entre la tasa de elongación y la tasa de aparición foliar con la temperatura, es posible simular los flujos de producción de tejidos y senescencia foliares bajo condiciones de temperatura fluctuantes.

Es posible simular el efecto de los cambios de temperatura en el tamaño de la hoja con un modelo que simule los flujos para una población de macollos, asumiendo que la aparición foliar no está sincronizado entre macollos y que la probabilidad de la aparición de la hoja a nivel de macollo de la población está distribuida al azar cada día (Lemaire y Agnusdei, 2000).

2.6.1.1. Efecto de la temperatura sobre la tasa de aparición foliar

Los cambios estacionales en la tasa de aparición de hojas fueron fuertemente influenciados por la temperatura (Peacock, 1975). La tasa de aparición foliar es determinada principalmente por la temperatura (Chapman y Lemaire 1993, Frank y Bauer 1995, Kirby 1995, Wilhem y McMaster 1995).

Para la mayoría de las especies C_3 , la respuesta a la tasa de aparición foliar a la temperatura es lineal (Lemaire y Agnusdei, 2000). Cruz y Boval (2000) también encontraron relaciones lineales fuertes entre el número de hojas producidas en un determinado intervalo de tiempo y la temperatura acumulada, confirmando que es el factor principal que controla la tasa de aparición de foliar.

La pendiente de la línea de regresión de la tasa de aparición, representa la capacidad de respuesta de la planta a temperaturas crecientes (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Cuando el efecto de la temperatura no es lineal para la tasa de aparición foliar significa que otros factores, tales como la radiación o la duración del día, podrían estar afectando a esa característica (Jame et al. 1998, Duru y Ducrocq 2000).

2.6.1.2. Efecto de la temperatura sobre la tasa elongación foliar

La tasa de elongación foliar responde en forma inmediata a cualquier cambio en temperatura en el ápice y estuvieron fuertemente correlacionados con la temperatura (Peacock 1975, Lemaire y Chapman 1996), por ende la temperatura tiene efectos instantáneos sobre la dinámica del tejido en la zona de elongación (Durand et al., 1999).

La tasa de elongación promedio de una hoja sometida un cambio de temperatura es más sensible durante el desarrollo temprano que durante posteriores fases de desarrollo (Durand et al., 1999).

Para la mayoría de las gramíneas templadas la respuesta de la tasa de elongación foliar a la temperatura parece ser exponencial en el rango 0-12°C de

las temperaturas diarias promedio, y lineal por encima de estos valores hasta un óptimo en el entorno de 20-25°C, dependiendo de las especies (Lemaire y Chapman, 1996).

La tasa de elongación foliar, al igual que la tasa de aparición de hojas, aumenta exponencialmente con la temperatura, 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 (Colabelli et al., 1998).

La tasa de elongación aumenta en forma más que proporcional con el aumento de la temperatura, por ejemplo para *Lolium multiflorum* se observó a 10 °C una tasa de elongación de 15 mm/día mientras que a 14 °C la tasa de elongación de hojas fue de 33 mm/día (Colabelli et al., 1998).

Para Agnusdei et al. (1996) las especies C₃ presentaron similar eficiencia de elongación (coeficiente b) pero difirieron a nivel de ordenadas al origen, interpretándose este parámetro como indicador de la capacidad específica para crecer a bajas temperaturas en condiciones de campo natural.

2.6.1.3. Efecto de la temperatura sobre la vida media foliar y el recambio foliar

El ciclo de vida de las hojas (“longevidad”) es limitado y depende de la especie y de los factores ambientales, fundamentalmente de la temperatura. Cuando las temperaturas son favorables, la tasa de crecimiento es mayor y por lo tanto la longevidad de las hojas es menor y la velocidad con que se recambian las hojas es mayor. Por ejemplo, las hojas de *Lolium perenne* tuvieron una longevidad de 60-70 días en primavera y de 70 a 105 días en otoño e invierno (Colabelli et al., 1998).

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 foliar 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 (Colabelli et al., 1998).

2.6.1.4. Efecto de la temperatura sobre el macollaje

La tasa de aparición de macollos es muy dependiente de la temperatura este aumento es un subproducto del incremento de la tasa de aparición de hojas y el consecuente aumento en la producción de yemas axilares. El macollaje aumenta a medida que la temperatura se acerca al óptimo para el crecimiento, pero posteriores incrementos reducen el macollaje. Las interacciones con otras variables del ambiente son importantes (Peacock, 1975).

En muchas especies de gramíneas, el macollaje tiende a ser reducido a altas temperaturas, lo que sugiere que el agotamiento de las reservas de hidratos de carbono a través de un crecimiento rápido y/o la alta tasa de respiración oscura, actúan para reducir la iniciación de la yema del macollo (Matthew et al., 2000).

2.6.1.5. Efecto de la temperatura sobre tamaño foliar

Debido a la respuesta lineal de la tasa de aparición foliar a la temperatura, y a la respuesta exponencial de la tasa de elongación foliar, el tamaño foliar incrementó con la temperatura (Lemaire y Chapman, 1996).

La longitud de la hoja final tiende a disminuir a partir del otoño hacia el invierno en relación con la tendencia general de disminución de las temperaturas y luego aumenta progresivamente con el aumento de temperatura durante la primavera. La tasa de elongación foliar promedio de la población de hojas responde inmediatamente a cualquier cambio en la temperatura, por lo que el flujo de producción de tejidos foliares sigue exactamente las variaciones estacionales de la temperatura. Pero la tasa de senescencia promedio no sigue inmediatamente a las fluctuaciones en la temperatura, por lo tanto, la porción de tejido de la hoja que muere cada día corresponde a la porción de hoja que se produjo una vida media foliar anterior (Lemaire y Agnusdei, 2000).

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. 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 desde fines de verano hacia el otoño (Colabelli et al., 1998).

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. 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 más nuevas (Colabelli et al., 1998).

2.6.2. Efecto de la calidad e intensidad de la luz sobre las características morfogénicas y estructurales de la pastura

Las pasturas no rebrotan como individuos aislados, sino como miembros de una población apretada donde la vegetación circundante ejerce una fuerte competencia por los recursos, en particular la luz (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996).

El ambiente lumínico de una cubierta vegetal es normalmente heterogéneo. La parte superior del mismo recibe la totalidad de la luz incidente, disminuyendo exponencialmente en los estratos foliares inferiores (Colabelli et al., 1998).

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 (Colabelli et al., 1998).

Cuando la densidad del canopeo aumenta con el tiempo, la proporción de radiación incidente interceptada aumenta y la relación del rojo/rojo lejano disminuye en la base de las plantas (Casal et al., 1985).

Después que el canopeo alcanza cierto tamaño, se produce una reducción en la capacidad de producir nuevos macollos, aunque las yemas estuvieran disponibles. Una de las razones de la disminución en la tasa de macollaje podría ser una limitación en el suministro de energía por la reducción en la proporción de la radiación interceptada por macollo. Además, existe un control morfogénico relacionado con la relación rojo-rojo lejano (Casal et al., 1985).

Los mismos resultados encontraron Gautier et al. (1999) donde la reducción del flujo de fotones fotosintéticos (cantidad de luz) y la disminución de

la relación rojo/rojo lejano disminuyeron el macollaje de *Lolium perenne*, mientras que una reducción de la luz azul no tuvo ningún efecto.

La reducción del flujo fotónico fotosintético no afectó al filocrón pero redujo el sitio de llenado. El menor sitio de llenado se atribuye a una menor disponibilidad de asimilados locales para la aparición de macollos (Bos y Neuteboom, citados por Gautier et al., 1999). Por lo tanto, la reducción de la intensidad de luz en el *Lolium perenne* y el *Triticum aestivum* no se limita a retrasar la planta de la ontogénesis (el filocrón) como se observó en algunas forrajeras estoloníferas (Gautier et al., 1999).

En un canopeo denso, las plantas individuales no pueden expresar su capacidad morfogenética porque la cantidad de luz está físicamente limitada. Este hecho explica porque la variabilidad genética observada en plantas aisladas no se expresa en cultivos densos (Lemaire et al., 1987).

2.6.2.1. Efecto de la calidad de luz (relación rojo/rojo lejano y luz azul) sobre las características morfogenéticas y estructurales de la pastura

Según Gautier et al. (1999) la mayoría de las plantas son capaces de cambiar su morfología y su patrón de asignación de carbono debido a los cambios en calidad de la luz por medio de los fotorreceptores sensibles, tanto a la relación rojo/rojo lejano (fitocromos) o a la luz azul (criptocromos).

Cuando el índice de área foliar aumenta, disminuye la luz azul y la relación rojo/rojo lejano en los estratos inferiores del canopeo, las plantas se adaptan a estos cambios mediante las respuestas fotomorfogenéticas (Deregibus et al. 1985, Gautier y Varlet - Grancher 1996) y pueden ser responsables de la variación de la morfogénesis de las gramíneas modificando la tasa de aparición y elongación foliar (Gautier y Varlet - Grancher, 1996).

Bahmani et al. (2000) encontraron para diferentes genotipos de *Lolium perenne*, que cualquier disminución de la tasa de aparición foliar resultante de los cambios en la calidad de la luz en el crecimiento de la pastura conduce a un aumento en la longitud de la hoja final, producto de un aumento tanto de la tasa de elongación foliar y la duración de la elongación foliar.

Las plantas suelen ser objeto de variaciones en la relación rojo / rojo lejano de la energía de la luz incidente que reciben. Esto es particularmente cierto para las partes de la planta con el aumento de sombra proyectada por el desarrollo del canopeo. La proporción de la luz roja (600-700 nm) a rojo lejano

(700-800 nm) que llega a ciertas plantas o partes de plantas por debajo de un canopeo, será una consecuencia del número de capas de hojas, el ángulo de disposición, y la contribución relativa de la radiación directa y difusa recibida. Las plantas son capaces de responder a éstas variaciones de luz y pueden adaptarse morfológicamente (Colabelli et al., 1998).

Gautier et al. (1999) en pasturas de *Lolium perenne*, encontraron que la disminución de la relación rojo-rojo lejano redujo la tasa de macollaje, reduciendo el sitio de llenado, retrasando el desarrollo de las yemas en los macollos sin cambiar el filocrón.

Resultados similares encontraron Casal et al. (1985) en cultivos de *Lolium multiflorum* y Deregibus et al. (1985) en plantas de una pastura natural. Según Casal et al. (1985) la menor tasa de macollaje de *Lolium multiflorum* resultó de una relación rojo-rojo lejano baja, teniendo un efecto directo en el comportamiento de las yemas laterales. En este estudio no hubo diferencias en la proporción de radiación interceptada, en el peso seco final y en el filocrón, y solo el tiempo entre la aparición de la hoja y la emergencia del macollo en su axila fue más largo para las plantas con relación rojo-rojo lejano baja.

Casal et al. (1987) encontraron que la irradiación en la base de las plantas con relación rojo/rojo lejano baja, reduce el macollaje indicando que este podría ser uno de los sitios de percepción. Estos resultados mostraron una sensibilidad alta al cambio de la relación rojo/rojo lejano típica de diferentes grados de sombra en canopeos. Eso sugiere que las plantas de *Lolium multiflorum* son capaces de percibir la señal anticipada impidiendo la competencia en los canopeos en crecimiento.

Lo anterior concuerda con los estudios de Casal et al. (1985) donde altas densidades de plantas presentan menor número de macollos/planta por reducción de la relación rojo/rojo lejano, aún sin existir indicios de competición por luz. El macollaje se reduce por una disminución en la relación rojo/rojo lejano independientemente de la disponibilidad o intercepción de la radiación fotosintéticamente activa.

La irradiación con baja relación rojo/rojo lejano adelantó el desarrollo reproductivo y aumento el número de macollos fértiles por planta. Este efecto también causó vainas y láminas más largas (Casal et al., 1985).

Almeida y Mundstock (2001) en sus estudios con *Triticum aestivum* concluyeron que en una reducción de la luz roja, indujo a las plantas a emitir

menos macollos, con menos masa seca de forraje por macollo y modificó la distribución de la materia seca entre el tallo principal y las otras partes.

Según Gautier et al. (1999) en *Lolium perenne* la disminución de luz azul no tuvo ningún efecto significativo en el sitio llenado o en el filocrón, y en consecuencia no modificó al macollaje. Por lo tanto, el fotorreceptor de luz azul no está directamente implicado en la regulación de la aparición de macollos. Este resultado no fue el mismo para plantas de *Triticum aestivum* donde hubo una disminución en el número de macollas por planta en respuesta al tratamiento de baja luz azul, que podría ser un efecto indirecto de la luz azul a través de su efecto sobre el filocrón.

Según Gautier y Varlet - Grancher (1996) la reducción de luz azul con el mismo nivel de densidad de flujo de fotones fotosintéticos puede inducir a respuestas morfogénicas en gramíneas forrajeras, incrementando la longitud de la vaina y de la lámina de *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* por medio de una tasa de elongación foliar mayor y / o un aumento en la duración de la elongación de la hoja, produciendo hojas más largas. Esto fue acompañado por un aumento en el filocrón en *Festuca arundinacea*, que modificó el macollamiento pero en *Lolium perenne* la longitud foliar incrementó sin ningún cambio en el filocrón.

Estas diferencias entre *Lolium perenne* y *Festuca arundinacea* en respuesta a la luz azul sobre el filocrón, podrían ser explicadas por la distinción del umbral de percepción de respuesta o la sensibilidad a ésta luz entre las dos especies. La especie *Lolium perenne* parece menos sensible. Además, el microclima luminoso varía probablemente con la morfología de la especie, que determina la estructura del canopeo (Gautier y Varlet - Grancher, 1996).

Entre los posibles sitios de fotopercepción, la punta de la hoja expuesta podría ser la señal que detiene la producción de células, conduciendo a vainas y láminas más cortas con el aumento de la cantidad de luz azul. Se planteó la hipótesis que la emergencia de la punta de la hoja en crecimiento del tubo de la vaina provocó el cese de la división celular (Gautier y Varlet - Grancher, 1996). Sin embargo, esto no puede explicar por qué el mismo efecto no se observó en *Triticum aestivum* (Gallagher, citado por Gautier y Varlet - Grancher, 1996), a menos que *Triticum aestivum* resulte menos sensible (Gautier y Varlet - Grancher, 1996).

La zona de crecimiento en sí mismo podría ser el sitio de la percepción de los cambios en la luz azul. El gradiente de luz dentro del tubo de la vaina dependerá de la longitud de la vaina y también del estado (número de vainas

que comprende el tubo) y la arquitectura de la planta (Gautier y Varlet - Grancher, 1996).

El tratamiento con reducida luz azul aumentó la tasa de elongación foliar por macollo en *Lolium perenne* pero no tuvo efecto en la *Festuca arundinacea*. Esto podría explicarse porque en *Festuca arundinacea* la reducida luz azul indujo un retraso en la aparición de hojas, disminuyendo el número de hojas visibles en crecimiento por macollo y por lo tanto disminuyó la tasa de elongación foliar acumulada por macollo (Gautier y Varlet - Grancher, 1996).

En *Lolium perenne* el tratamiento de la luz azul baja no afectó al filocrón, pero aumentó la tasa de elongación foliar por hoja lo cual en adición incrementa la tasa de elongación foliar por macollo. En conclusión, la diferencia en la respuesta de la tasa de elongación foliar por macollo a la luz azul entre *Lolium perenne* y *Festuca arundinacea* estaba vinculada a la regulación diferente del número de hojas visibles cada vez mayor por la calidad de la luz (Gautier y Varlet - Grancher, 1996).

2.6.2.2. Efecto del sombreado sobre las características morfogénicas y estructurales de la pastura

Según Lemaire (2001) el efecto del sombreado en el crecimiento de las plantas parece ser una respuesta muy compleja de varias señales íntimamente correlacionadas, resultantes de los procesos de extinción de la luz dentro del canopy. La competencia por la luz reduce la intercepción de luz por la planta (densidad de flujo de fotones fotosintéticos), que reduce el suministro de carbono de las plantas (efecto trófico), y también cambia el espectro de composición de la luz, disminuyendo la luz azul y la relación rojo/rojo lejano (efectos morfogénicos).

Las plantas pueden desarrollar dos estrategias diferentes para la adaptación a la sombra en una comunidad de plantas densas. Una de las estrategias es la "tolerancia a la sombra", que corresponde a una aclimatación de la fotosíntesis en respuesta a la baja radiación (Pearcy y Sims, citados por Lemaire, 2001), que permite a la planta minimizar la reducción de su suministro de carbono (Lemaire, 2001).

La otra estrategia se denomina "evasión de sombra" que corresponde a una optimización de la asignación de carbono hacia los meristemas del tallo, con el fin de optimizar el posicionamiento del área foliar nueva en las capas del canopy menos sombreada por medio de un aumento en la elongación de los entrenudos, la disminución de la relación peso seco: hoja / tallo y el aumento de

la relación: tallo / raíz (Ballaré et al., citados por Lemaire, 2001). Esta estrategia, se puede interpretar como una respuesta adaptativa de las plantas que permite desarrollar más rápidamente su área foliar y los entrenudos del tallo para mejorar aún más la captación de luz (Lemaire, 2001).

Gautier et al. (1999) demostraron que el efecto cuantitativo de la sombra (reducción de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos, con una relación rojo: rojo lejano constante) redujo principalmente la tasa de aparición de hojas y un poco el sitio de llenado, mientras que el efecto cualitativo de sombreado (reducción de la relación rojo/rojo lejano con una densidad de flujo de fotones fotosintéticos constante) tiene un efecto sobre todo en el sitio de llenado y ningún efecto sobre la tasa de aparición de hojas.

El autosombreado en la base del macollo en un canopeo denso es asociado con un aumento en la longitud foliar y una disminución del macollaje (Bahmani et al., 2000).

Casal et al. (1985,1987) vincularon estos efectos con la relación rojo-rojo lejano asociado con el sombreado, que provocó un incremento en el área foliar, a través de un incremento de la tasa de elongación foliar y en la duración de la elongación foliar, resultando en compensación por la menor intercepción de luz. El efecto de la sombra sobre la tasa de aparición de macollos fue a través de la disminución del sitio de llenado (Bahmani et al., 2000).

En una población, la disminución en la relación rojo/rojo lejano se produce mucho antes que la disminución en el flujo fotónico fotosintético (oferta de carbono) y previene el desarrollo de macollos antes de cualquier reducción en la asimilación de carbono, favoreciendo el crecimiento de los macollos existentes (Lemaire, 2001).

De acuerdo a Gautier et al. (1999) cuando el flujo fotónico fotosintético dentro del canopeo se reduce, el macollaje se seguirá inhibiendo por una disminución en el número de sitios de yemas (debido al menor flujo fotónico fotosintético) y por la falta de desarrollo de algunas yemas del macollo (efectos combinados de baja relación rojo/rojo lejano y reducción flujo fotónico fotosintético).

La disminución progresiva de la tasa de aparición foliar cuando el canopeo de la pastura se desarrolla, resultado de una respuesta de la planta al cambio de calidad de la luz, es la primera causa de la reducción de la tasa de macollaje. A medida que el sombreado se vuelve más grave, el sitio de llenado

o el sitio de uso también se afecta (Skinner y Nelson 1994, Bahmani et al. 2000).

Ballaré et al., citados por Lemaire (2001) demostraron que las plantas son capaces de percibir los cambios en la calidad de la luz a través de la reflexión de la luz horizontal por sus vecinos antes de que la cantidad de luz absorbida por la planta se reduzca significativamente. Por lo que esta percepción de las plantas de la proximidad de sus vecinos permite dar respuestas anticipadas en cambios en el patrón de asignación de carbono, antes de que el suministro de carbono sea fuertemente afectado por la sombra.

Casal et al. (1987) coinciden con los datos anteriores en canopeos de *Lolium multiflorum* densamente sembrados, donde las señales del rojo/rojo lejano causadas por los vecinos, y las respuestas del macollamiento se producen mucho antes que se estableciera una intensa competencia.

La sensibilidad en la percepción de la presencia de plantas vecinas y la eficiencia de la respuesta morfogenética para las señales, podría desempeñar un papel importante en la competitividad de las especies (Lemaire y Millard, citados por Lemaire, 2001).

La escasez de carbono debido al sombreado puede conducir a la mortalidad de las yemas emergentes y de jóvenes macollos, mientras que la rápida extensión de las hojas en el macollo principal continuará hasta que la fuente de carbono de la planta sea demasiado baja para el mantenimiento de las raíces y la adquisición de nutrientes (Lemaire, 2001). Luego la planta muere provocando un auto-raleo ("self-thinning") en el nivel de población de plantas (Sackville-Hamilton et al., citados por Lemaire, 2001).

El sombreado además del suministro de carbono en la planta afecta la asignación de carbono entre las hojas en expansión y las yemas axilares, disminuyendo la tasa de macollaje como resultado de las respuestas fotomorfogenéticas, generando la correlación generalmente observada entre tamaño de macollo y densidad de estos (Bahmani et al., 2000).

Thomas (1983) sugirió que el sombreado en la base de la planta puede limitar el sitio de uso en las grandes plantas de raigrás perenne (*Lolium perenne*), mientras que tal limitación no se produce en las plantas pequeñas.

Las plantas de tasa de elongación foliar alta, hojas grandes y tallos erectos, probablemente reciben más rojo lejano, reflejan luz de los vecinos, y es más probable que estén sujetas a la sombra en la base de su tallo que las

plantas con tasa de elongación foliar baja, que tenían hojas más pequeñas y menos tallos erguidos (Thomas, 1983).

La plasticidad de plantas sombreadas se expresa generalmente como una producción de pocas hojas, más grandes y más delgadas (plasticidad morfológica), pero también existe una mayor inversión en la parte aérea en detrimento de las raíces (plasticidad en la repartición de biomasa) y en una disminución de la tasa respiratoria y del punto fotosintético de compensación lumínica (plasticidad fisiológica, Valladares et al., 2004).

2.6.3. Efecto del estrés por agua sobre las características morfogénicas y estructurales de la pastura

Primariamente, la sequía afecta el crecimiento de la parte aérea, principalmente la tasa de elongación foliar resultado de la desaceleración de la elongación celular de sus meristemas y por último afecta la fotosíntesis foliar (Gillet et al., 1981). Esto determina un incremento de asimilados disponibles, que son utilizados en mayor proporción para el crecimiento radical (Passioura, citado por Colabelli et al., 1998), determinando un aumento de la relación raíz-parte aérea (Gales, citado por Colabelli et al., 1998).

En cultivos carenciados en comparación con los cultivos crecidos en condiciones hídricas no limitantes, la reducción de la tasa de elongación foliar, determino un tamaño foliar menor (Colabelli et al., 1998).

El estrés hídrico puede acelerar o deprimir la tasa de aparición foliar, afectando la longitud de la vaina y/o la tasa de expansión foliar (Ferri et al., 2008).

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 en paralelo un incremento de los procesos de senescencia de hojas y macollos (Turner y Begg, citados por Colabelli et al., 1998). Por lo expuesto, la vida media foliar tiende a ser más corta y las pasturas menos densas en las condiciones señaladas (Colabelli et al., 1998).

El conjunto de efectos del déficit hídrico sobre las variables morfogénicas a nivel de macollo y variables estructurales de las pasturas, determina una fuerte incidencia sobre el desarrollo del índice de área foliar. 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 no limitantes (Colabelli et al., 1998).

A la planta le puede tomar 3-6 días responder al estrés hídrico, lo cual es función de la rapidez con el agua se agota en la tierra (Nelson, 2000).

2.6.4. Efecto del nitrógeno sobre las características morfogénicas y estructurales de la pastura

La mayor radiación fotosintética activa interceptada de los tratamientos fertilizados deriva del más rápido desarrollo del área foliar, a partir del efecto del nitrógeno sobre las variables morfogénicas y estructurales de las pasturas (Belanger et al. 1992, Mazzanti et al. 1997), determinando una fuerte incidencia sobre el desarrollo del índice de área foliar (Colabelli et al., 1998).

Belanger et al. (1992, 1994), Cruz y Boval (2000) encontraron que el nitrógeno afecta la expresión de éstas variables a nivel de macollo de varias maneras, aumentando la tasa de elongación foliar y la tasa del macollaje, y tiene un ligero efecto sobre la tasa de aparición foliar.

El mayor impacto del nitrógeno sobre el crecimiento está dado por un aumento en el índice de área foliar, a través de un incremento en la tasa de elongación foliar (principal componente en la respuesta al nitrógeno en la primavera) y en la tasa de macollaje que es el componente principal de la respuesta al nitrógeno en otoño (Mazzanti et al., 1997).

El nitrógeno en las gramíneas de clima templado promueve el macollaje tanto en otoño como en primavera, aunque con diferentes magnitudes. En primavera la respuesta es menor (30-50% de incremento) y se alcanza en menos tiempo, mientras que en otoño el aumento en el número de macollos puede ser de 100% y la respuesta se mantiene por más tiempo. Esto es de importancia práctica, ya que el aumento del número de macollos en otoño puede traducirse en un cultivo mejor implantado, más persistente y con menos superficie de suelo descubierto (García y Mazzanti, 1993).

Según Colabelli et al. (1998) estas respuestas estacionales del macollaje al nitrógeno están fuertemente controladas por los factores asociados a la cubierta vegetal (densidad de macollos, genotipos, índice de área foliar, etc.) y al ambiente (temperatura, agua, radiación, etc.).

La deficiencia de nitrógeno conduce a una tasa de aparición de macollos actual inferior que su valor potencial incluso en pasturas con índice del área foliar bajo (Lemaire y Chapman, 1996).

El efecto del suministro de nitrógeno en una pradera de *Festuca arundinacea* sujeto a cortes infrecuentes dio lugar a una disminución de la densidad del macollaje por el rápido desarrollo del índice área foliar y la acelerada muerte de los macollos (Lemaire y Chapman, 1996) y un aumento importante en la elongación foliar y el tamaño de las hojas (Lemaire, 1999).

En situaciones de pastoreo continuo, el aporte de nitrógeno es principalmente por el aumento de la densidad de macollos (Mazzanti et al., 1994).

Cruz y Boval (2000) determinaron que la nutrición del nitrógeno en la planta puede afectar la tasa de aparición foliar, dependiendo del tipo morfológico de las especies. Para gramíneas cespitosas, tal como *Festuca arundinacea* (C₃ templada) la tasa de aparición foliar decreció solamente el 20%.

Según Wilman y Wright (1983) el efecto del nitrógeno sobre la tasa de aparición de hojas, mostró pocos efectos significativos para gramíneas forrajeras adaptadas a regiones templado-húmedas. Esta independencia podría ser explicada en función de la traslocación y utilización de asimilados 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 et al., 1996).

La información existente en especies forrajeras con respecto al efecto del nitrógeno sobre la tasa de aparición foliar es escasa y contradictoria. La fertilización nitrogenada en *Lolium multiflorum* incrementó la velocidad con que las hojas aparecieron (30%), así como el número de hojas vivas por macollo (25%). Esta respuesta fue significativa hasta las dosis de 150 Kg N ha⁻¹, que se correspondió con un contenido de nitrógeno en planta que duplicó el del testigo. El cultivo alcanzó la máxima acumulación de hojas vivas entre los 460 y 520 grados día (42 y 47 días), dependiendo de la dosis. Este período de tiempo debería ser considerado como intervalo máximo de rebrote para evitar pérdidas de hojas por senescencia (Lattanzi et al., 1996).

Lattanzi et al. (1997) concluyen que la alta variación en filocrones observados entre tratamientos de nitrógeno en *Lolium multiflorum*, podría importar en la definición de cortes o programas rotacionales de cosecha.

La tasa de elongación foliar en gramíneas forrajeras es el 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. 1992, Colabelli et al. 1998).

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. Esto explica porque el contenido de nitrógeno de la zona de crecimiento fue altamente correlacionado con la tasa de elongación foliar, lo que sugiere que la elongación de las hojas es limitada, normalmente, por el nitrógeno pero no por la fuente de hidratos de carbono (Skinner y Nelson, 1995).

El efecto del nivel de nutrición nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar (Davies 1977, Skinner y Nelson 1995) es de prolongación muy alta. Debido a la respuesta muy baja de la tasa de aparición foliar, el nivel de nutrición nitrogenada afecta al tamaño foliar en la misma proporción (Lemaire y Chapman, 1996).

La vida media foliar es solo ligeramente reducida por la deficiencia de nitrógeno (Gastal y Lemaire, 1988). Sin embargo debido al gran efecto de la nutrición nitrogenada sobre la tasa de elongación foliar y tamaño foliar, la tasa de senescencia en términos absolutos aumenta con la fertilización nitrogenada (Mazzanti y Lemaire, 1994). En consecuencia un aumento en la fertilización nitrogenada sin la adaptación del manejo del pastoreo podría conducir a aumentar drásticamente la senescencia y decaer la acumulación en las pasturas (Lemaire y Chapman, 1996).

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, 1983).

2.7. EFECTO DE LA ESTACIÓN DE CRECIMIENTO SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS MORFOGENÉTICAS Y ESTRUCTURALES DE LA PASTURA

Un macollo vegetativo en general tiene un ápice corto y su crecimiento está ligado a la formación continua de hojas y macollos, donde la generación de una hoja nueva es compensada con la muerte de la más antigua, en consecuencia la renovación es permanente (Gillet et al., 1981). La etapa

vegetativa se extiende hasta la primavera, siendo su longitud variable según las especies y los cultivares (Nelson, 2000).

En primavera un macollo se convierte en reproductivo debido a los cambios en longitud del día (pasaje de día corto a día largo) sumado a una exposición previa a bajas temperaturas lo que induce a la diferenciación del meristema apical (Colabelli et al., 1998).

En esta etapa el crecimiento se vuelve limitado, el tallo se alarga, el ápice dejará de emitir hojas para generar una inflorescencia. Cuando las semillas están maduras, el macollo muere (Gillet et al., 1981).

De acuerdo con Davies (1971) en la primavera, hubo un decrecimiento del material senescente. Gillet et al. (1981) concluyeron que las plantas en estado reproductivo y con el aumento temperatura aceleraron el crecimiento aéreo, la inducción de la floración es acompañada por un aumento de la tasa de elongación foliar, conduciendo a una rápida elongación de los tallos. Lo anterior podría explicar el período prolongado de las altas tasas de crecimiento en este tiempo. La fotosíntesis se incrementará más tarde, cuando, gracias al suplemento de crecimiento aéreo, más luz será capturada.

Durante ésta época de mayor crecimiento de la parte aérea la asimilación de anhídrido carbónico podría ser un factor importante de limitación, ya que sólo una pequeña parte de asimilados se asignan a las raíces (Peacock, 1975), las cuales tienen un lento crecimiento, o incluso bajan de peso, y sólo después de un par de semanas volverán a crecer (Gillet et al., 1981). En este caso, el rendimiento sólo puede incrementarse mediante un aumento de la eficiencia fotosintética o una reducción de las pérdidas por respiración (Lemaire et al., 1987).

Muchas gramíneas exhiben una marcada reducción de la tasa de macollaje como consecuencia de la demanda de fotoasimilados para la elongación del tallo y el posterior desarrollo de las semillas, afectando la disponibilidad de los recursos para la iniciación del macollaje (Skinner y Nelson, 1995).

El macollaje está muy relacionado con los carbohidratos de reserva de las plantas. Estos son «movilizados» temprano en la primavera disminuyendo por el rápido crecimiento y alta tasa de respiración de la pastura al aumentar la temperatura (Matthew et al., 2000).

Además la muerte de macollos puede ocurrir en jóvenes macollos por agotamiento del carbono, incluso antes de emerger (Lemaire y Chapman, 1996).

En contraste Peacock (1975) encontró que el número de macollos se incrementó en mayor grado en las plantas de primavera con alta irradiación solar que en las plantas de otoño. Esto podría ser por consecuencia de la elongación de los entrenudos, donde el meristemo apical es elevado dentro del canopeo y la zona de crecimiento dentro de las vainas antiguas serán menos sombreadas (Gautier y Varlet - Grancher, 1996).

En los macollos en primavera, la longitud final foliar producida y el tamaño de macollos aumentaron, lo que en parte estaría asociado a los cambios en la partición de carbohidratos que ocurre en esta etapa: relación parte aérea/ raíz y alargamiento de entrenudos (Peacock 1975, Saldanha et al. 2010).

Si la morfogénesis de la parte aérea está limitada, por ejemplo en el otoño, donde la elongación del tallo se reduce considerablemente por la temperatura nocturna baja y/o por el fotoperiodo, la disponibilidad del carbono superará ampliamente la demanda de la parte aérea y por tanto los asimilados suplementarios pueden ser usados para el crecimiento de raíces y el almacenamiento de reservas (Lemaire et al., 1987).

Durante este período de menor tasa de crecimiento, la oferta de CO₂ podría ser superior en comparación con la demanda y solo es posible utilizar más carbono en las partes aéreas si su programa de morfogénesis es mejorado. La respuesta de la tasa de elongación foliar o del tallo a la temperatura sería un buen criterio para el crecimiento temprano en la primavera o para el crecimiento más tardío de otoño (Lemaire et al., 1987).

El uso de ecotipos de *Festuca arundinacea* que mantienen alta tasa de elongación foliar a bajas temperaturas ha tenido éxito. Pero este progreso genético está limitado por la sensibilidad a las heladas (Lemaire et al., 1987).

La tasa de aparición de hojas presenta un patrón estacional siendo más alta en primavera con el desarrollo reproductivo. 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 de hojas vivas por

macollo, respecto del número máximo durante la etapa vegetativa (Colabelli et al., 1998).

También el aumento de la tasa de aparición foliar en la etapa reproductiva se puede explicar por la disminución de la distancia que las hojas deben recorrer para su emergencia en la parte superior del tallo, esto es el resultado de la elongación de los entrenudos y la elevación del meristemo apical (Skinner y Nelson, 1995).

Cuanto mayor sea la tasa de aparición de hojas (por ejemplo en primavera) habrá mayor cantidad de hojas cuyas yemas axilares den origen a una mayor cantidad de macollos, generando pasturas más densas (Colabelli et al., 1998).

En las gramíneas templadas se observa una mayor tasa de elongación foliar en primavera que en otoño a una misma temperatura, lo que se debe a que en primavera el estado reproductivo favorece el crecimiento de las hojas (Peacock, 1975), resultando un mayor crecimiento potencial a una temperatura determinada en pasturas reproductivas en primavera que en pasturas vegetativas en otoño (Gastal et al., 1992).

Esta respuesta diferencial de la tasa de elongación foliar a la misma temperatura está asociada en parte al pasaje del estado vegetativo al reproductivo de los macollos y a los cambios estructurales y fisiológicos que ello implica (García y Mazzanti, 1993).

Parson y Robson, citados por Lemaire y Chapman (1996) mostraron que a similares índices de área foliar de la pastura, la fotosíntesis bruta del canopeo fue más alta en pasturas en estado reproductivo que en pasturas en estado vegetativo. Este cambio es debido a las modificaciones en la estructura de la pastura cuando la elongación del tallo empuja a las hojas más jóvenes hacia un horizonte bien iluminado del canopeo provocando un aumento en la capacidad de la fotosíntesis foliar.

Las diferencias entre el crecimiento reproductivo en primavera y el crecimiento vegetativo no son atribuibles a una diferencia en la eficiencia fotosintética, sino principalmente a diferencias en la asignación de los asimilados y, en menor medida, a la eficiencia respiratoria (Lemaire, 1999).

2.8. PLASTICIDAD GENOTÍPICA Y FENOTÍPICA

Una pradera es una población de individuos (genotipos) que difieren en su patrimonio genético. La adaptabilidad de la pradera se deriva de la competencia a nivel de poblaciones y de la plasticidad fenotípica a nivel individual (Hazard, 1996).

Los genotipos y el entorno interactúan para dar como resultado la forma. La plasticidad fenotípica y genotípica influyen ambas en la adaptación de las gramíneas. El medio ambiente afecta a la supervivencia del genotipo en la población e interactúa con cada genotipo al alterar la morfología y la adaptación del fenotipo (Nelson, 2000).

Un mismo genotipo en diferentes ambientes da lugar a una variedad de fenotipos resultantes del “diálogo” entre el genoma y el medio ambiente. Así pues, sea cual sea el genotipo, la elongación de las hojas aumenta bajo el efecto de la competencia por la luz, pero los genotipos más plásticos, son los que desarrollan hojas más largas, por ende serán los más competitivos (Hazard, 1996).

Para Nelson (2000) la coordinación entre el crecimiento de la hoja y la aparición del macollo está fuertemente determinada genéticamente, aunque sean muy sensibles a la adaptación fenotípica en respuesta a las modificaciones del medio ambiente.

La plasticidad genotípica (heterozigosis) se define como la habilidad y el grado al cual la población puede cambiar, depende de la supervivencia de los genotipos que componen la población y es generalmente irreversible, porque las plantas que no se adaptan se pierden de la población cuando mueren. La aparición de poliploides puede ampliar aún más heterozigosis genotípica de algunas especies (Nelson, 2000).

Huber et al., citados por Nelson (2000) define la plasticidad fenotípica como el cambio sobre la morfología y la arquitectura de la planta por un efecto ambiental que no son debidos a la ontogenia. Este cambio incluye el tiempo de liberación del meristema, y el destino del meristema, lo que resulta en la modificación del tamaño, estructura y posiciones espaciales de los órganos, tales modificaciones proveen la adaptación a diferentes hábitos, los cuales incrementan la adquisición de recursos.

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo determinado de producir fenotipos diferentes como respuesta a ambientes diferentes (Valladares et al., 2004).

Los ejemplos de plasticidad fenotípica envuelven cambios en la relación tallo/raíz, la orientación de la hoja, el tamaño final de la hoja o la tasa de macollaje en respuesta al estrés por sequía, a la deficiencia en la fertilización nitrogenada o cambios en el manejo por defoliaciones frecuentes o poco frecuentes. Después de que el estrés es suprimido, el fenotipo de base puede ser parcial o totalmente restaurado (Nelson, 2000).

Todos los cambios de la plasticidad son fisiológicos de origen, pero si éstos tienen predominantemente efectos finales morfológicos, podemos hablar de plasticidad morfológica. Si los cambios se producen durante en el curso del desarrollo, es probable que sea permanente para el órgano en cuestión. Los cambios puramente fisiológicos, por el contrario, puede ocurrir en cualquier momento, incluso en los órganos maduros, estos pueden ser reversibles y no permanentes (Chapman y Lemaire, 1993).

2.8.1. Límites de la plasticidad fenotípica

El mantenimiento de las variaciones en el índice de área foliar de la pastura entre dos valores extremos determina la amplitud de la respuesta plástica de la planta que ha de desarrollar y también la escala de tiempo en el que la planta tiene que adaptarse a sus cambios ambientales (Lemaire, 2001).

Los límites de la plasticidad han sido investigados por la relación densidad - tamaño de macollos en las gramíneas. Estos límites determinan el rango dentro del cual la compensación entre tamaño y densidad de macollos pueden operar para mantener una producción bruta del tejido foliar constante (Lemaire y Chapman, 1996).

En densidades de macollos muy bajas puede ser que los recursos disponibles sean suficientes para que las plantas alcancen su tamaño máximo, determinado genéticamente dentro de las grandes limitaciones ambientales reinantes el límite superior de la respuesta homeostática, nuevas disminuciones en la densidad de macollos por tanto no serán compensadas por aumentos en el tamaño de los macollos (Chapman y Lemaire, 1993).

El límite inferior se puede dar con manejo de defoliaciones frecuentes y/o aumentos en la severidad, donde la densidad de macollos aumenta y el tamaño del macollo se reduce, tal como predice la relación densidad - tamaño, hasta

llegar a un punto que representa la máxima densidad macollaje o el mínimo tamaño del macollo. Este punto representa el límite inferior de la respuesta homeostática para cada especie (Chapman y Lemaire, 1993).

Las pasturas de *Festuca arundinacea* defoliada cada semana a 3 cm de altura no pudo aumentar la densidad y disminuir el tamaño del macollo, mientras que las pasturas de *Dactylis glomerata* y *Lolium perenne* fueron capaces de adaptarse a este manejo (Chapman y Lemaire, 1993).

La incapacidad de la pastura de *Festuca arundinacea* para reducir la longitud de la vaina, manteniendo el área foliar residual por debajo de la altura de corte, explicaría por qué alcanza antes el límite inferior para que en pasturas de *Dactylis glomerata* y *Lolium perenne* (Chapman y Lemaire, 1993).

Así, la aclimatación de la longitud vaina es uno de los mecanismos que puede definir los límites de la respuesta plástica de las especies de gramíneas en el manejo de la defoliación. Los cambios en la longitud de la vaina también producen cambios correlativos en los demás caracteres morfogenéticos, y en consecuencia en la estructura de la pastura (Chapman y Lemaire, 1993).

Davies (1977) demostró que la longitud foliar incrementó por el aumento de la longitud del tubo de la vaina, la cual protege a la hoja en elongación de la luz directa, y también incrementaron los tejidos senescentes restantes en la base del macollo resultando en una disminución en la tasa de macollaje. Por ende es posible explicar que la longitud de las hojas nuevas es influenciada en gran medida por la longitud del tubo de las vainas a través de la cual las hojas emergen (Grant et al., citados por Chapman y Lemaire, 1993).

Esta respuesta plástica de la morfología de la planta a la defoliación que parece ser un proceso importante para evitar (“avoidance”) el pastoreo por la posición de la lígula debajo del nivel de defoliación permitió a la pastura mantener materiales de hojas verdes y por lo tanto preservar su índice de área foliar. Por ende, la aptitud de especies o cultivares para modular sus longitudes de vainas en respuesta al régimen de defoliación parece ser de gran importancia en la determinación de la aptitud de la pastura para soportar diferentes programas de manejo (Lemaire y Chapman, 1996).

2.8.2. Correlación entre densidad y tamaño de macollo

La producción de forraje en gramíneas es resultado del número de macollos por unidad de área de suelo y el rendimiento individual de cada uno, sin embargo la densidad y tamaño de macollo están negativamente

correlacionados (Grant et al., citados por Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996). Esto concuerda con estudios realizados Nelson (2000) en *Festuca arrundinacea* donde la capacidad de macollaje se correlacionó negativamente con la tasa de elongación foliar y el peso por macollo.

Se ha observado en diferentes especies una relación de compensación entre tamaño y densidad de macollos, que presenta una relación funcional con pendiente de $-3/2$ a escala logarítmica (Bircham y Hodgson, citados por Lemaire y Chapman, 1996), donde un máximo de biomasa se acumula en función de la riqueza de los recursos ambientales (Hazard, 1996).

En las pasturas, esta relación tamaño y densidad de macollos es válida sólo cuando la intercepción de la luz por el canopeo es más o menos completa en la etapa final de los procesos de competencia por la luz y donde la mortalidad por la aglomeración se produce (Lemaire y Chapman, 1996). Esta compensación parece asignar una adaptación morfológica de la población de plantas a través de las respuestas fotomorfogenéticas de las plantas individuales (Lemaire, 2001).

La plasticidad fenotípica influye en la estructura de la pastura y los patrones de rebrote en pasturas bajo pastoreo provienen de las relaciones entre la densidad de población y el tamaño de los individuos en la pastura. Una relación inversa entre estos caracteres existe para muchas comunidades de pastura (Chapman y Lemaire, 1993). La evolución de la población de plantas sólo puede ser detenida por una alteración como una defoliación, que permita que las plantas dominadas sobrevivan y posiblemente puedan recuperarse (Lemaire, 2001).

Las gramíneas, pueden moverse hacia arriba o abajo de la línea de la pendiente ($-3/2$) en función del manejo de la defoliación o en respuesta a la variación estacional, donde el pastoreo a baja altura deja una mayor densidad de población de macollos pequeños para la optimización del índice de área foliar de la pastura y por el contrario, a mayor altura de pastoreo menor densidad de población de macollos grandes. Esto resulta de la compensación de densidad - tamaño de macollos en pasturas de gramíneas (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996, Matthew et al. 2000).

Lo anterior refleja el entorno en que se desarrollan adaptándose para mantener un equilibrio entre los patrones de asignación de recursos y la disponibilidad de recursos (Chapman y Lemaire, 1993).

Existen casos donde no ocurre la compensación descrita anteriormente, Saldanha et al. (2010) concluyeron que cuando las densidades son bajas o no hay competencia por luz, puede darse un aumento en la contribución de materia seca por un aumento del tamaño de los macollos y/o en la densidad de los mismos.

2.8.3. Efecto del índice de área foliar sobre las características morfogénéticas y estructurales mediante la plasticidad fenotípica

Los tres principales flujos de tejidos foliares que ocurren en las pasturas en pastoreo son el crecimiento, la senescencia y el consumo animal. El crecimiento foliar está limitado por el suministro de carbono dependiendo del índice área foliar de la pastura y por la capacidad de uso del carbono del meristema del tallo, con un equilibrio compensado entre elongación foliar y la aparición de macollos como resultado de la respuesta plástica de las plantas (Lemaire y Chapman, 1996).

La plasticidad fenotípica juega un rol importante en la adaptación de la pastura al manejo del pastoreo y consiste en modificaciones progresivas y reversibles de las características morfológicas de las plantas individuales en respuesta al régimen de defoliación (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996, Lemaire y Agnusdei 2000).

En estos términos, las pasturas pueden considerarse como sistemas altamente regulados, donde cualquier cambio estructural determina las respuestas en la morfogénesis de la planta, que, a su vez, modifican la estructura de la pastura en sí. Dentro este contexto, el índice de área foliar de la pastura parece ser un importante integrador de las características estructurales (Lemaire y Agnusdei, 2000).

El índice de área foliar altera la calidad de la luz que incide sobre una pastura, lo cual modifica algunas variables morfogénéticas a nivel de la planta individual, tales como la tasa de elongación y la tasa de aparición foliar y consecuentemente puede cambiar algunas características estructurales de las pasturas como la densidad y el tamaño de los macollos (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996, Colabelli et al. 1998) los cuales son explicados a partir de mecanismos de plasticidad fenotípica desarrollados por las plantas (Colabelli et al., 1998). En la figura No.1 se visualiza el concepto anterior, las líneas punteadas indican el efecto del índice de área foliar sobre las características morfogénéticas y estructurales de la pastura.

2.8.3.1. Efecto del índice de área foliar sobre el macollaje

La densidad de macollos en pasturas en pastoreo resulta de un equilibrio entre la tasa de aparición y tasa de muerte de macollos. En pasturas densas la tasa de aparición de macollos potencial es solo alcanzado cuando el índice del área foliar de la pastura es bajo, pero la tasa de aparición de macollos disminuye con el desarrollo del índice del área foliar y se detiene para índice del área foliar mayores que 3-4 (Simon y Lemaire, citados por Lemaire y Chapman, 1996).

La falta de luz alcanzada en la base de los macollos es responsable de la cesación del macollaje. Por lo tanto un índice de área foliar crítico para la cesación de macollaje debe existir (Lemaire et al., 1987).

El efecto del alto índice de área foliar de la pastura en la inhibición del macollaje (Simon y Lemaire, citados por Bahmani et al. 2000, Lemaire y Agnusdei 2000) es un importante mecanismo en la correlación negativa entre la densidad del macollaje y la longitud foliar (Bahmani et al., 2000).

El mantenimiento de altas tasas de macollaje por defoliaciones repetidas puede ser debido a la evitación "avoidance" de los cambios de la calidad de luz en el interior del canopeo, y más específicamente al aumento de la relación rojo/rojo lejano (Deregibus et al. 1985, Casal et al. 1987, Lemaire y Chapman 1996, Gautier et al. 1999).

Para las plantas espaciadas, el macollaje depende principalmente del filocrón (Davies y Thomas, citados por Gautier et al., 1999). En consecuencia, la producción de macollos por planta puede ser programada por el filocrón (Gautier et al., 1999).

2.8.3.2. Efecto del índice de área foliar sobre la tasa de aparición foliar

La tasa de aparición foliar puede también ser modificado por el índice de área foliar de la pastura. En pasturas, de *Lolium multiflorum* pareció insensible a las variaciones del índice de área foliar (Lemaire y Agnusdei, 2000).

El efecto del índice de área foliar sobre la tasa de aparición foliar podría ser explicado por el ambiente lumínico (luz azul), donde existen grandes diferencias en la capacidad de respuesta entre los genotipos (Gautier y Varlet - Grancher, 1996).

2.8.3.3. Efecto del índice de área foliar sobre la tasa de elongación foliar

Mazzanti et al. (1994) mostraron un efecto del índice de área foliar sobre la tasa de elongación foliar de *Festuca arrundinacea*. Begg y Wright, citados por Lemaire y Agnusdei (2000) observó que el crecimiento foliar es fuertemente reducido por la luz directa y sugirieron que esta respuesta podría ser mediado por el fitocromo. Davies et al., citados por Lemaire y Agnusdei (2000) sugirieron que el tubo de la vaina protege la elongación de la hoja de la luz directa, la cual podría influir en la tasa de elongación foliar.

Schnyder et al. (2000) demostraron que para las especies de gramíneas los meristemos intercalares son los responsables de la expansión de las hojas que se encuentran en la parte basal de la vaina del tubo y no se eliminan por la defoliación, lo que permite un rápido rebrote de las plantas defoliadas y la restauración de un balance positivo de carbono a los pocos días. Una defoliación severa afecta la actividad de la zona de crecimiento de las hojas que lleva a una pequeña reducción transitoria de la tasa de elongación foliar. Por lo tanto, las gramíneas se recuperan rápidamente de una área foliar mínima después de defoliarse.

Schnyder y de Visser, citados por Lemaire (2001) mostraron que el 82% del nuevo follaje expuesto a los 2 días después de la defoliación fue aportado por las hojas cortadas que fueron activamente expandidas en ese momento, y que la fotosíntesis actual contribuyó acerca del 87% de la incorporación de carbono en el recrecimiento de los macollos.

Para las gramíneas, el proceso de rebrote es una actividad meristemática continua iniciado en gran medida antes de la defoliación y sólo un poco y temporalmente perturbado por ella. Esta adaptación morfológica da a estas especies una ventaja competitiva en situaciones de pastoreo en comparación con otras especies como la alfalfa para que la recuperación de un balance positivo de carbono después de una defoliación severa toma por lo menos 10 a 15 días (Avicic et al., citados por Lemaire, 2001).

2.8.4. Adaptación de las plantas a los diferentes manejos mediante la plasticidad fenotípica

Las plantas individuales en comunidades en pastoreo son sometidas a defoliaciones secuenciales cuyas frecuencias e intensidades depende principalmente del sistema de manejo de pastoreo. Las plantas responden al estrés resultado de la defoliación teniendo como meta la restauración y mantenimiento de patrones de crecimiento homeostático donde todos los

recursos son usados en un balance para un crecimiento óptimo de la planta. Un conjunto de respuestas a la defoliación pueden ser identificadas, que van desde la aclimatación fisiológica a corto plazo a la adaptación morfológica a largo plazo (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996).

Las respuestas de corto plazo mantienen un crecimiento equilibrado de toda la planta si la limitación de recursos también existente es para un período corto, esto sucede cuando la defoliación es infrecuente y/o suave. En este caso las plantas son capaces de restablecer su original tasa de suministro de hidratos de carbono y los patrones de crecimiento quedan bien antes de repetir la defoliación (Chapman y Lemaire, 1993).

Sin embargo, si la limitación es más significativa (por ejemplo, defoliación frecuente o más severa) las plantas son incapaces de restaurar sus tasas de suministro de los recursos originales, resultando en cambios significativos en el funcionamiento de la planta como consecuencia de la adaptación morfológica en plantas individuales, la cual dirige a cambios progresivos en la estructura y composición botánica (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996).

Estas respuestas constituyen una parte importante de los mecanismos de "evasión" ("avoidance"), que reducen la probabilidad de la defoliación de plantas individuales y junto con los mecanismos de "tolerancia" le confieren resistencia al pastoreo permitiéndoles sobrevivir (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996).

A medida que las plantas de gramíneas son defoliadas, desarrollan una morfología más o menos adaptada con el fin de mantener una cierta área foliar verde bajo la altura de defoliación, minimizando aún más el impacto de la defoliación y por lo tanto optimizando su dinámica de refoliación. Por lo tanto, las plantas pueden desarrollar plasticidad fenotípica como una modificación progresiva y reversible de sus características morfológicas (Chapman y Lemaire, 1993).

Esta plasticidad fenotípica, vinculada a la defoliación, no se puede separar de las respuestas fotomorfogenéticas, porque según la gravedad y la frecuencia de la defoliación el microambiente de la luz cambia en la planta. El índice de área foliar aparece como principal integrador de las características estructurales de la pastura y determina en la pastura la intensidad de competencia por la luz entre plantas individuales (Lemaire, 2001).

El diagrama de la morfogénesis de plantas desarrolladas por Chapman y Lemaire (1993), Lemaire y Chapman (1996), Lemaire (1999) muestran el efecto

de retroalimentación de la competencia por la luz mediado el índice área foliar de la pastura a través de respuestas fotomorfológicas (ver figura No. 1).

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 (Colabelli et al., 1998).

2.8.4.1. Efecto de defoliaciones frecuentes sobre las características morfológicas y estructurales de la pastura

En defoliaciones frecuentes como resultado de manejo pastoreo continuo con altas densidades de stock, hay poca competencia por la luz que corresponde a una constante eliminación de área foliar, por lo que la planta puede desarrollar una respuesta fotomorfológica de un microambiente de luz completa y más o menos constante en los macollos (Mazzanti et al., 1994).

La plasticidad morfológica le permite un "escape" a las defoliaciones frecuentes, por su posicionamiento de la superficie foliar cerca del horizonte del suelo. En estas situaciones, que se caracteriza por la relación rojo/rojo lejano y la luz azul alta, las plantas desarrollan una alta densidad de macollos (Mazzanti et al., 1994), de hojas cortas y porte rastrero (Lemaire, 1999).

Similares resultados obtuvieron Lemaire y Chapman (1996) para especies de gramíneas, la respuesta plástica a defoliaciones frecuentes y severas condujo a una reducción del tamaño de los macollos individuales acompañado con un incremento en la densidad de macollos.

Además, cada evento de la defoliación se refiere únicamente a una parte de los tejidos de las hojas y la arquitectura de la planta no se modifica profundamente (Lemaire, 2001).

En los estudios de Saldanha et al. (2010) en *Lolium perenne* la relación tamaño / densidad de los macollos con la intensidad del pastoreo difirió de otros resultados reportados, resultando que a mayor intensidad del pastoreo el tamaño de los macollos fue menor, pero esto no fue acompañado de un incremento en el número de macollos, sino al contrario. La limitante principal en el promedio del período no fue la luz sino el balance de fotosintatos. En los tratamientos más intensos con área foliar remanente menor o nula, disminuyó el número de macollos, seguramente debido a que la disponibilidad de energía

para la refoliación fue limitada, lo que se deduce de las relaciones encontradas con la altura y peso/macollo del forraje remanente.

Según Duru y Ducrocq (2000) cualquier defoliación que reduce el tubo de la vaina debería evitar aumentos en el tamaño foliar y debería mantener la planta en condiciones de producción de hojas pequeñas. Si una defoliación se repite a intervalos relativamente frecuentes, menor o igual al filocrón, todas las hojas sucesivamente producidas deben ser cortas.

Así que la respuesta integrada de las plantas a defoliaciones frecuentes, que conducen a que la longitud de la vaina se mantenga apenas por debajo de la altura de defoliación, permite a la planta mantener algunas láminas verdes fotosintéticamente activas protegidas de la defoliación, y por lo tanto minimizar los efectos de la defoliación en el suministro de carbono (Lemaire, 2001).

Por otra parte, el crecimiento de las hojas se reduce como consecuencia del acortamiento del tubo de la vaina, evitando una competencia muy alta por la asignación de carbono y nitrógeno entre la elongación de las hojas y las yemas del macollo y por ende permite mantener la tasa de macollaje cerca de su nivel potencial, determinando un máximo sitio de uso (Lemaire, 2001).

La adaptación morfológica de las plantas mantenidas a un bajo índice de área foliar en pastoreo continuo lleva a un alto potencial de fotosíntesis foliar explicado por una alta densidad de macollos, que proporciona una buena cobertura del suelo y por lo tanto una intercepción eficiente de luz, clave para la alta tasa de fotosíntesis (Lemaire, 2001).

Pero esto no es suficiente para compensar la reducción del área foliar, resultando en una baja productividad de la pastura, ya que en alta presión de pastoreo, muchas hojas son removidas siendo joven o incluso en la fase de expansión. Por lo tanto, la proporción de las hojas fotosintéticas más eficientes se quita y la fotosíntesis del canopeo disminuye progresivamente con el aumento de la intensidad defoliación (Lemaire y Chapman, 1996).

La producción de nuevos macollos es un proceso intermitente que puede ser emitido por la defoliación y la consecuente mejora de las condiciones lumínicas en la base de la pastura. Una menor competencia por carbohidratos entre hojas en desarrollo y macollos, favorece la formación de un mayor número de macollos en los pastoreos más intensos (Saldanha et al., 2010).

2.8.4.2. Efecto de defoliaciones infrecuentes sobre las características morfológicas y estructurales de la pastura

Con defoliaciones infrecuentes, como con pastoreos o cortes en franja, la competencia por la luz aumenta continuamente durante el período de rebrote, y cada evento de defoliación provoca cambios rápidos en el micro-clima de la luz en la planta, y cambios rápidos de su arquitectura, ya que este tipo de defoliación en general es muy grave. En estas situaciones, las plantas tienden a desarrollar hojas largas y tienen una tasa de macollaje reducida (Lemaire, 2001).

El mantenimiento de las pasturas a alta masa de forraje promedio, o índice de área foliar alto, afecta negativamente al crecimiento a largo plazo y la utilización de la pastura. La disminución de la densidad de macollos de la pastura y la proporción de hoja verde / tallo disminuye progresivamente, y también limita el consumo de los animales y por lo tanto, el rendimiento cosechable de la pastura. Pero este manejo da la mayor producción de forraje bajo pastoreo (Chapman y Lemaire, 1993).

En este manejo la capacidad fotosintética de la pastura después de la defoliación depende de la cantidad de área foliar residual y la capacidad fotosintética de las hojas restantes, estas hojas que permanecieron después del pastoreo son adaptadas a poca luz, ya que se generaron con poca luz y bajo temperaturas más frías, así que cuando la radiación incide sobre ellas, no son capaces de readaptar su maquinaria fotosintética aunque sea alta la incidencia de la radiación (Lemaire, 2001).

En este caso, el índice de área foliar residual tiene una capacidad fotosintética baja (Chapman y Lemaire, 1993). En esta situación la proporción de tejidos foliares residuales es demasiado bajo para asegurar el suministro de carbono para la planta y el presupuesto de carbono de la plantas se convierte en negativo temporalmente, hasta que una nueva área foliar sea suficiente, restaurándose la capacidad fotosintética alta (Lemaire, 2001).

En este sistema de manejo la principal adaptación fisiológica de las plantas es asignar el carbono para los meristemas del tallo para maximizar la nueva expansión del área foliar (Lemaire, 2001). Robson et al., citados por Saroff et al. (2003) indicaron que después de una defoliación, la respuesta clásica sería que los fotoasimilados producidos en la superficie foliar remanente se asignen preferentemente a los meristemas de hoja, a expensas de las yemas axilares y meristemas de raíces, dependiendo de la severidad de la

defoliación. Si la defoliación es extrema, entonces la exportación de fotoasimilados a macollos y raíces cesa casi completamente.

La plasticidad morfogenética provoca un cambio gradual de la estructura poblacional durante la regeneración, cuando el índice de área foliar es lo suficientemente grande, da lugar a una reducción en la colonización horizontal y un aumento en la colonización vertical, evita la sombra de las plantas vecinas desarrollando esta estrategia. Estos cambios también son por los efectos en la calidad de la luz en los ángulos de inserción de macollos y hojas (Lemaire, 1999).

2.9. CONCLUSIONES

La morfogénesis comprende el estudio del origen y desarrollo de diferentes órganos en una planta, incluyendo la tasa de aparición foliar, la tasa de elongación foliar, vida media foliar y la tasa de senescencia foliar. Estas características están determinadas genéticamente, pero tienen la influencia de varias variables ambientales como la temperatura, luz, suministro de nutrientes y condición hídrica del suelo.

Dichos parámetros morfogenéticos determinan los componentes de la estructura de la pastura como ser el tamaño foliar, el número de hojas vivas por macollo y la densidad de macollos. El producto de estas tres características es el índice de área foliar del canopeo.

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 (Colabelli et al., 1998), lo que es un elemento relevante para comprender mejor la dinámica de la estructura de la pastura y la composición genotípica de la población.

De los factores que influyen en las características morfogenéticas y estructurales de la pastura, la temperatura y la radiación solar tienen una fuerte influencia en el crecimiento estacional, la temperatura afecta principalmente la tasa de elongación foliar, la tasa de aparición foliar y la tasa de senescencia foliar. La cantidad y calidad de la luz afecta fundamentalmente a la tasa de macollaje, mediante la disminución de la relación rojo/rojo lejano y el suministro de carbono.

La plasticidad fenotípica se expresa, como los cambios morfológicos y fisiológicos de un genotipo para mejorar su supervivencia y ampliar su

adaptación, estando muy relacionada al manejo de las pasturas. Cuando aplicamos manejos de defoliaciones frecuentes, se producen cambios en la estructura de la pastura resultando en una alta densidad de macollos pequeños, ocurriendo lo inverso con las defoliaciones infrecuentes.

2.10. CARACTERÍSTICAS DE LOS MATERIALES EVALUADOS

Los tratamientos fueron cinco cultivares, de los cuales cuatro son *Lolium multiflorum*: Conker, Dominó, INIA Cetus, INIA Titán y uno de *Lolium hybridum*: Maverick Gold.

El *Lolium hybridum* es un cruzamiento entre raigrás perenne (*Lolium perenne*) y raigrás anual (*Lolium multiflorum*), en general se caracteriza por una persistencia intermedia entre ambos. Su precocidad, medida a través de la producción de primer año es también intermedia, con una producción de primer año superior a la de los raigrases perennes e inferior a la de los raigrases anuales. Este raigrás generalmente no tiene mejor rendimiento en invierno que los *Lolium multiflorum* pero es mejor en el crecimiento de la primavera tardía (Carámbula, 2002).

Los cultivares correspondientes a la especie *Lolium multiflorum* pueden ser definidos y clasificados por los requerimientos de frío para florecer (con y sin requerimientos) y por el nivel de ploidía (2n y 4n, diploides y tetraploides respectivamente). La combinación de estas características genera básicamente cuatro grupos distintos. A éstos se suma una variación importante en ciclos de crecimiento, de manera tal que dentro de cada uno de dichos grupos existe una gama muy amplia de cultivares con características diferentes, las cuales serían atribuibles no sólo al origen genético sino a la amplitud ecológica de los lugares en que han sido creados y en los que son posteriormente evaluados (Carámbula, 2002).

Estrictamente hablando el carácter anual de esta especie se da en *Lolium multiflorum* tipo westerwoldicum, como consecuencia de que no requiere vernalización (cultivares no alternativos como INIA Cetus). Éstos florecerán en respuesta a incrementos de temperatura y fotoperíodo (días largos), por lo tanto son estrictamente anuales y los macollos tienden a florecer y morir independientemente de la fecha de siembra. Normalmente se caracterizan por ser más precoces y su producción es mayor en invierno (Carámbula, 2002).

Mientras que *Lolium multiflorum* tipo multiflorum posee requerimientos de frío para florecer y por consiguiente en siembras tardías de invierno continúan en estado vegetativo hasta el año siguiente, siempre que la fertilidad del suelo y

las condiciones de humedad del verano lo favorezcan (en nuestro caso los cultivares que se comportan como alternativos son INIA Titán, Dominó y Conker). Pero si el verano es muy seco y/o es una chacra de baja fertilidad, o sobrepastoreamos, el raigrás italiano se perderá (Carámbula, 2002).

Los muy buenos atributos del *Lolium sp* han llevado a la creación y desarrollo de cultivares tetraploides por duplicación de su constitución natural, los cuales presentan ventajas y desventajas frente a los diploides y constituyen nuevas opciones dentro de la oferta de raigrases anuales (Carámbula, 2002). En el cuadro No. 1 se detallan ventajas y desventajas de los tetraploides.

Cuadro No. 1. Ventajas y desventajas de los cultivares tetraploides con respecto a los diploides

Ventajas
Mayor cantidad de forraje y ciclo más largo que LE 284.
Mayor apetecibilidad por parte del ganado, por mayor contenido de hidratos de carbono solubles en sus tejidos, lo cual conduce a un mayor consumo.
Mayor calidad de forraje principalmente en primavera por ser más tardíos.
Mayor tamaño de semilla la que otorga a las plántulas un mayor vigor inicial.
Producción de materia seca total similar a muchos diploides, resultante de menos macollas pero con hojas más anchas
Desventajas
Menor capacidad de transmitir completamente sus características a su descendencia.
Menor resistencia al pastoreo por porte semierecto y menor capacidad de macollaje.
Menor capacidad de semillazón y resiembra natural y menor persistencia.
Menor adaptación a niveles bajos de fertilidad.
Menor contenido de materia seca y paredes celulares más gruesas, por lo que necesitan un premarchitamiento más prolongado cuando se les destina a ensilaje o heno.
Menor capacidad para ser utilizado en mejoramientos de campo.

Fuente: Carámbula (2002)

En el cuadro No. 2 se clasifican los *Lolium multiflorum* del experimento según requerimiento de frío y nivel de ploidía.

Cuadro No. 2. Caracterización de los *Lolium multiflorum* por requerimiento de frío y nivel de ploidía

Ploidía	Requerimiento de frío para florecer	Cultivares
Diploide	Con requerimiento	Conker
	Sin requerimiento	INIA Cetus
Tetraploide	Con requerimiento	INIA Titán, Dominó
	Sin requerimiento	

2.11. HIPOTESIS PRINCIPALES

- Existen diferencias morfogénicas importantes entre los cultivares *Lolium multiflorum* y a su vez con el *Lolium hybridum*.
- Estas diferencias se traducen en las características estructurales del canopeo y por lo tanto en esquemas de acumulación de tejido foliar diferentes.
- El conocimiento de estas variables (morfogénicas) permite realizar recomendaciones de manejo diferentes para cada cultivar.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1. CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

3.1.1. Localización y período experimental

El trabajo experimental se realizó desde julio a septiembre del 2000, sobre un experimento instalado en el campo experimental de pasturas de la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía en Salto (E.E.F.A.S). La estación experimental se encuentra sobre la ruta 31, kilómetro 21,5, a latitud 31° 25` Sur, longitud 57° 55` de longitud Oeste.

3.1.2. Suelos

El sitio experimental se encuentra sobre suelos Brunosoles éutricos profundos de la Unidad Itapebí - Tres Árboles, correspondientes a la formación Arapey.

La formación Arapey (Cretáceo inferior) está compuesta por una potente sucesión de más de 45 coladas basálticas con intercalaciones esporádicas de conglomerados y más frecuentemente de areniscas eólicas. Las coladas son de estructura generalmente vacuolar en la parte superior, masiva en la media y lajosa en la inferior. Las vacuolas presentan un relleno de sílice (en forma de calcedonia, ópalo, ágata y amatista) o de ceolita (Bossi et al., 1975).

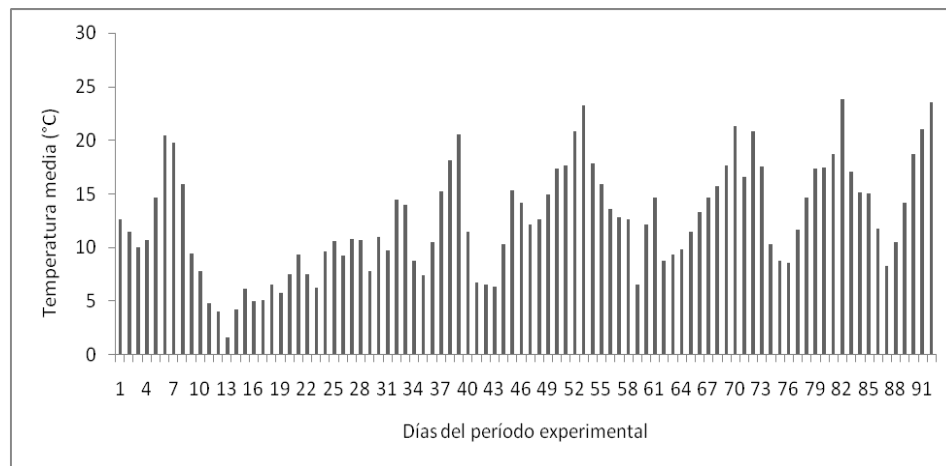
El ensayo fue instalado sobre un Brunosol éutrico profundo, (ver anexo No. 2 y anexo No. 3). Estos suelos se caracterizan por ser de color negro, de textura media a algo pesada, de buena estructura y de drenaje bueno a moderadamente bueno, con alta resistencia a la erosión. Otras características que simbolizan a estos suelos es su fertilidad de media a alta, su capacidad de retención de agua de media a elevada y su acidez neutra (Durán, 1991).

3.1.3. Condiciones climáticas

Se presentan los registros de temperaturas medias mensuales acumuladas (ver cuadro No. 3) ocurridas en los meses de julio, agosto y septiembre del 2000 (período experimental) tomados en el Parque Agrometeorológico de la E.E.F.A.S junto a los datos promedios de la serie histórica (1961-1990) y en el anexo No. 4, se grafican estos datos. En la gráfica No. 1, se visualiza las temperaturas medias diarias del período experimental.

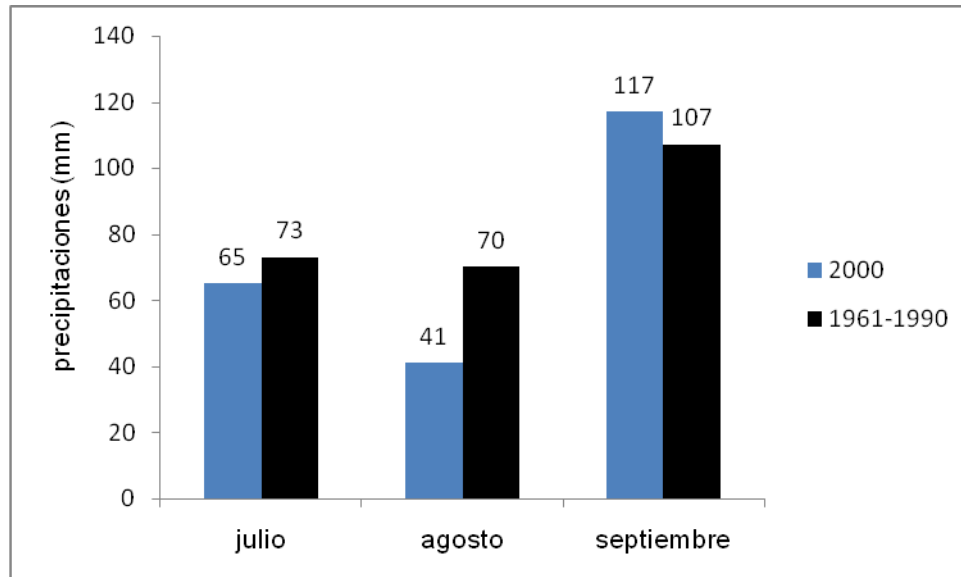
Cuadro No. 3. Promedio de las temperaturas medias mensuales de los meses de julio, agosto y septiembre del año experimental y de la serie histórica 1961-1990

Temperaturas medias (°C)		
mes/año	2000	1961-1990 (*)
julio	9,2	12
agosto	13,4	13,2
septiembre	15,2	14,9

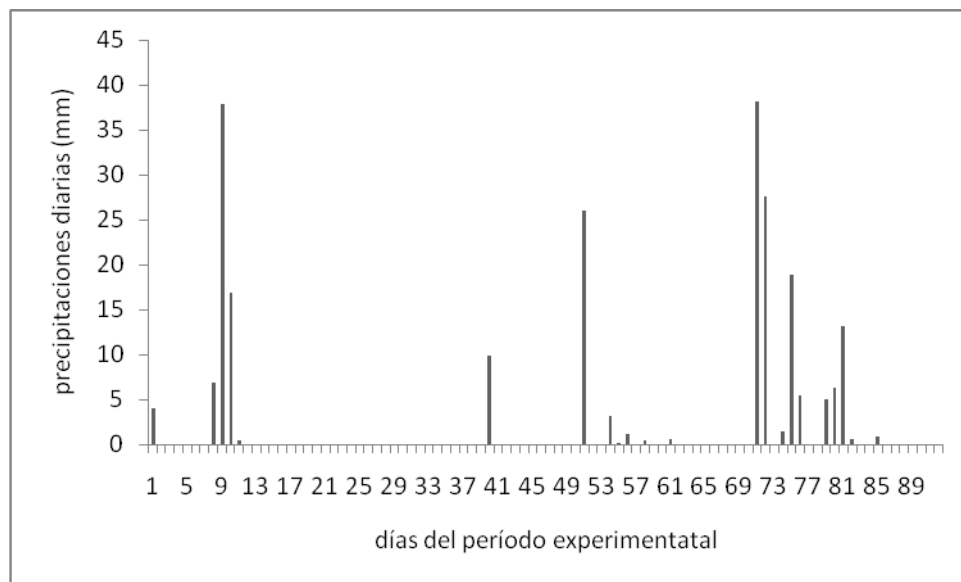


Gráfica No. 1. Temperaturas medias diarias en el período experimental

Los registros de las precipitaciones medias acumuladas mensuales en el área experimental y los datos promedios de la serie histórica (1961-1990) se observan en el gráfico No. 2. También se detallan las precipitaciones diarias del período experimental en la E.E.F.A.S (ver gráfico No. 3).



Gráfica No. 2. Precipitaciones mensuales de julio, agosto y septiembre de 2000 en EEFAS y valores de la serie histórica (1961- 1990)



Gráfica No. 3. Precipitaciones diarias en el período experimental

El número de heladas agrometeorológicas (0,05 metros) durante el período experimental se presentan en el cuadro No. 4.

Cuadro No. 4. Número de heladas agrometeorológicas durante el experimento

Mes	Número de heladas
julio	15
agosto	7
septiembre	5
Total	27

3.1.4. Manejo del ensayo

- Fecha de siembra: 10 de marzo de 2000.
- Preparación previa del suelo: laboreo, se pasó un cincel cruzado en diciembre y nuevamente el 24 de febrero. Previo a la siembra el 1º de marzo se pasó un vibrocultivador cruzado.
- Fertilización previa a la siembra: 300 kg/ha de superfosfato común (0-21-23-0) y 130 Kg/ha de urea (46-0-0), aplicándose al voleo y luego se tapó con rastrillo. Esto corresponde aproximadamente a 60 u de P₂O₅ / ha y 60 u de N/ha, lo que en dicho suelo provocaría un incremento de 4 ppm de P₂O₅ en el suelo y 12 ppm de nitrógeno.
- El 26 de abril se aplicó un herbicida (MCPA) para controlar malezas.
- Método de siembra de las gramíneas en líneas manual.
- El 4 de julio se refertilizó con 30 unidades de nitrógeno/ha.

3.1.5. Tratamientos

Los tratamientos fueron cinco cultivares, de los cuales cuatro son *Lolium multiflorum*: Conker, Dominó, INIA Cetus, INIA Titán y uno de *Lolium hybridum*: Maverick Gold (cuadro No. 5).

Cuadro No. 5. Características de las semillas de los raigrases utilizados en el experimento

Especie	Semillas viables/m ²	Peso de 100 semillas	% de germinación	% de pureza	g/15 m ²	Procedencia
<i>Lolium multiflorum</i> cv. Dominó	400	0,50			42,1	Wrightson PAS
<i>Lolium multiflorum</i> cv. Conker	400	0,27			23,3	Wrightson PAS
<i>Lolium hybridum</i> cv. Maverick Gold	400	0,19			16,0	Wrightson PAS
<i>Lolium multiflorum</i> cv. INIA Cetus	400	0,22	98	98,9	18,3	Calprose
<i>Lolium multiflorum</i> cv. INIA Titán	400	0,28		95,0	23,8	Calsal

3.1.6. Diseño experimental

Se empleó un diseño en bloques completos al azar con dos repeticiones en el espacio. En realidad eran tres las repeticiones pero una debió eliminarse por defoliación reiterada de liebres. Los bloques se definieron en función de la pendiente.

En el marcado del área se dejaron caminos de 0,50 metros entre parcelas y de 1 metro entre bloques. El tamaño de cada parcela fue de 5 metros x 3 metros.

Cuadro No. 6. Esquema del diseño del experimento en el campo

INIA Cetus	Dominó	INIA Titán	Conker	Maverick Gold	BLOQUE 1
Dominó	INIA Titán	Maverick Gold	Conker	INIA Cetus	BLOQUE 2

3.2. METODOLOGÍA EXPERIMENTAL

Se estudió las características morfogénicas: tasa de elongación foliar, tasa aparición foliar y vida media foliar, y cómo éstas determinan las características estructurales de la pastura: tamaño foliar, densidad de macollaje y números de hojas verdes por macollo, en diferentes cultivares de raigrás.

3.2.1. Marcación de individuos

Las determinaciones morfométricas se realizaron con una frecuencia semanal durante tres meses (desde el 5 de julio al 25 de septiembre) en 16 macollos seleccionados como promedio de cada material, identificándolos con un anillo de alambre fino de diferentes colores.

La unidad muestral fue una transecta de aproximadamente 2 metros, donde se marcaron 8 macollos vegetativos por cultivar y por bloque.

3.2.2. Mediciones a campo

La longitud de la lámina verde de cada hoja, de cada macollo marcado, se registró con una regla milimétrica en cada medición. La medición de la longitud de la lámina verde de cada hoja se diferenció en función del tipo de hoja, distinguiéndose en el registro con un código (Mazzanti et al. 1994, Rodríguez Palma 1998).

- código 11: hoja nueva en crecimiento (en elongación), es decir no se visualizaba la lígula, se midió la lámina desde el ápice emergente hasta la lígula de la hoja anterior.
- código 10: hoja ya expandida con la lígula visible, se consideró la longitud de la lámina verde como la distancia desde el punto de inserción (lígula) hasta el extremo distal de la lámina o hasta el borde del área verde.
- código d: hoja cortada, se midió según si era una hoja en expansión o una hoja expandida hasta el corte.

3.2.3. Mediciones destructivas

Al inicio del experimento, el 21 de junio, y aproximadamente en la mitad del mismo (3 de agosto) se cortó una muestra por parcela de 0,2 x 0,5 metros a ras del suelo con una tijera manual, sin afectar el ambiente donde se realizaban las medidas a campo.

El material se trasladó al laboratorio donde se procesaron dichas muestras separando los macollos visualmente por tamaño en tres categorías: grandes, medios y pequeños. Se contabilizó el número de macollos de cada grupo, se pesaron en una balanza gravimétrica y se colocaron en estufa de secado hasta peso constante para pesarse nuevamente.

Esto permitió hallar la densidad de macollos por m^2 y la composición de estos según tamaño. Con el peso promedio de cada tipo de macollo y la proporción en número de estos se estimó el tamaño (en biomasa seca) promedio de macollo para cada cultivar.

Del área experimental se extrajo también tres o cuatro macollos de cada categoría cortando en laboratorio a nivel de la lígula las láminas expandidas hasta alcanzar una longitud de 2 metros lineales. Se contabilizó cuántas láminas eran requeridas, se les midió su ancho máximo y se pesaron colocándose en estufa de secado a $60^{\circ}C$ hasta peso constante, para pesarse nuevamente. De esta forma se obtuvo el peso seco por cm lineal de lámina para cada tipo de macollo. El peso por cm de lámina empleado en los cálculos de estimación de las tasas en biomasa es el peso promedio ponderado por tipo de macollo.

También con el número de hojas ya expandidas (que miden 2 metros de longitud) se obtuvo la longitud promedio de lámina ya expandida, ponderado por la proporción de macollos de diferentes tamaños.

3.3. DETERMINACION DE LAS VARIABLES MORFOGENETICAS Y ESTRUCTURALES

3.3.1. Estimación de flujos de tejidos

3.3.1.1. Crecimiento foliar

La tasa de elongación foliar en cm/macollo/día en cada uno de los cultivos evaluados se calculó como la sumatoria de las variaciones positivas en el largo foliar de cada lámina en crecimiento, entre dos mediciones sucesivas. A partir de este dato y con la temperatura promedio acumulada entre dos mediciones sucesivas, con una temperatura base de $0^{\circ}C$, se determinó la tasa de elongación en mm/macollo/ $^{\circ}C$.

Con los valores de la tasa de elongación foliar y el peso seco de un centímetro lineal de lámina (obtenido de las medidas destructivas) se calculó la tasa de crecimiento diario en términos de biomasa seca de láminas por unidad individual o macollo (mg MS/ macollo/día).

Para estimar la tasa de crecimiento bruto en biomasa por unidad de superficie (kg MS/ha/día) se multiplicó la tasa de crecimiento diario en biomasa de láminas por macollo por la densidad de macollos (número de macollos / m^2) estimada el 21 de junio y el 3 de agosto.

Ambos cálculos se hicieron para dos períodos, uno desde el inicio al 3 de agosto y el otro desde esta fecha hasta el final del período experimental.

3.3.1.2. Senescencia foliar

La tasa de senescencia foliar en cm/macollo/día en cada uno de los genotipos se calculó como la sumatoria por macollo de las variaciones negativas en largo foliar de cada lámina entre dos medidas sucesivas. La tasa de senescencia expresada en mm/macollo/°C se obtuvo a partir de la tasa en cm/macollo/día y la temperatura acumulada tomando una temperatura base de 0°C.

Con la tasa de senescencia foliar y el peso seco de un centímetro lineal de lámina para cada cultivar (peso promedio de la lámina ya expandida en macollos de diferentes tamaños ponderado por la proporción en número de macollos de cada tamaño), se calculó la tasa de senescencia diaria en términos de biomasa seca de láminas por macollo (mg MS/ macollo/día). Se supuso que el peso de la lámina verde y seca por cm lineal es similar, aunque seguramente las láminas secas son de menor peso al ceder carbohidratos a otras partes de las plantas. Esto implica que se sobreestimó la tasa de senescencia así calculada.

En función de la densidad de macollos (número de macollos/ m²) se determinó para cada especie la tasa de senescencia diaria en biomasa seca por unidad de superficie (Kg MS/ha/día).

3.3.1.3. Crecimiento neto del forraje

La determinación de la tasa de crecimiento neto en cada uno de los tratamientos (cultivares) se realizó en base a la diferencia entre las tasas de elongación foliar diaria y la de senescencia foliar diaria (expresadas en cm/macollo/día y en mm/macollo/°C). La diferencia entre las tasas de crecimiento bruto y senescencia calculadas en biomasa ya sea por unidad individual (macollo) o por unidad de superficie (ha) es la tasa de crecimiento neta en biomasa.

3.3.1.4. Tasa de aparición foliar

La tasa de aparición foliar se estimó como las hojas aparecidas por macollo, promedio de los 8 macollos de cada parcela, entre cada medición sucesiva.

3.3.1.5. Intervalo de aparición foliar y filocrón

El intervalo de aparición foliar (promedio de días entre la aparición de dos hojas sucesivas) se calculó como el inverso de la tasa de aparición foliar. Con éste dato y la temperatura promedio acumulada durante esos días se obtuvo el intervalo de aparición foliar en grados día de crecimiento (filocrón).

3.3.1.6. Vida media foliar

La vida media foliar se estimó a partir del producto del intervalo de aparición de hojas y el número de hojas vivas por macollo (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996).

3.3.2. Características estructurales

3.3.2.1. Longitud total de láminas verdes por macollo

Se estimó la longitud total de láminas verdes por macollo a través de la suma de las longitudes de todas las láminas, medidas en cada fecha. Se considera una variable importante ya que es una medida indirecta del área fotosintética por macollo, determinando junto a la densidad de macollos la producción de carbohidratos.

3.3.2.2. Longitud promedio de lámina expandida sin senescencia

Resulta del promedio de las láminas ya expandidas sin senescencia ni defoliación en cada medición de los ocho macollos medidos de cada cultivar en cada fecha. Es una medida indirecta del tamaño foliar ya que el ancho de las láminas es una variable de menor variación.

3.3.2.3. Número total de hojas por macollo, número de hojas en elongación y número de hojas ya expandidas

Se analizaron estas variables obtenidas en cada medición.

3.3.2.4. Densidad de macollos

Como ya se expresó la densidad de macollos y su composición (en función del tamaño de estos) se obtuvo en los dos momentos en que se realizó los muestreos destructivos.

3.3.2.5. Peso seco de macollo, peso de un centímetro lineal de lámina y ancho de lámina

Son variables que se obtuvieron en dos momentos y que se analizaron para detectar diferencias entre los materiales.

3.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se realizó un estudio de las medias de cada variable por cultivar (análisis de varianza) para todo el período experimental. Las medias de los efectos significativos fueron separadas usando el test de Tuckey ($p \leq 0,05$). En los casos en que la probabilidad estaba entre 0,10 y 0,05 se consideró también como diferentes las medias.

El modelo utilizado fue $Y_{ij} = \mu + cvar_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$, siendo Y = variable, μ = la media poblacional, $cvar$ = el efecto del cultivar, β = el efecto bloque y ε el error experimental.

Con la temperatura diaria acumulada entre dos mediciones sucesivas se ajustaron modelos de regresión lineal entre las variables: tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar, tasa neta foliar y la tasa de aparición foliar y la temperatura para cada cultivar. Luego se compararon los límites superior e inferior de los parámetros de las ecuaciones lineales para determinar si las funciones diferían o no entre cultivares. En el caso de que no existiera un ajuste lineal significativo, se evaluaron modelos de regresión cuadráticos. El criterio de significación utilizado en los ajustes de modelos de regresión fue de 5 %. Para estos análisis se utilizó el programa estadístico INFOSTAT versión libre.

4. RESULTADOS

4. 1. TASA DE ELONGACIÓN FOLIAR DE LOS CULTIVARES Y SU RELACIÓN CON LA SUMA TÉRMICA

Cuadro No. 7. Tasa de elongación foliar promedio (cm/macollo/día) de los diferentes cultivares

Cultivares	Tasa de elongación foliar (cm/mac/día)
Conker	0,95 A
INIA Cetus	0,88 A B
Maverick Gold	0,86 A B
Dominó	0,77 A B
INIA Titán	0,71 B
Probabilidad	≤ 0,044

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Cuadro No. 8. Tasa de elongación foliar promedio (mm/macollo/°C) de los diferentes cultivares

Cultivares	Tasa de elongación foliar (mm/mac/°C)
Conker	0,82 A
INIA Cetus	0,76 A B
Maverick Gold	0,74 A B
Dominó	0,68 A B
INIA Titán	0,61 B
Probabilidad	≤ 0,023

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Como se observa los cuadros No. 7 y No. 8 la tasa de elongación foliar media de los distintos cultivares para el período experimental fue significativa por °C ($p \leq 0,023$) y por día ($p \leq 0,044$). La tasa de elongación foliar por día o por grado centígrado de Conker fue mayor que la de INIA Titán.

La suma térmica explicó significativamente ($p \leq 0,0001$) en todos los cultivares, el 95% o más de las variaciones observadas en la tasa de elongación foliar para todos los cultivares con un modelo lineal (gráficos No. 4, 5, 6, 7 y 8).

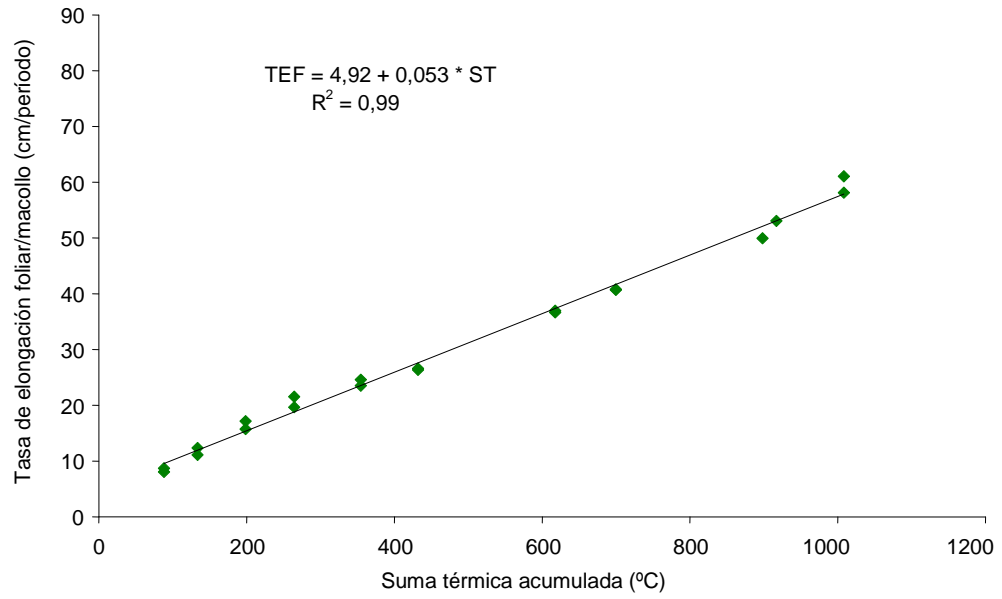


Gráfico No. 4. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar INIA Titán

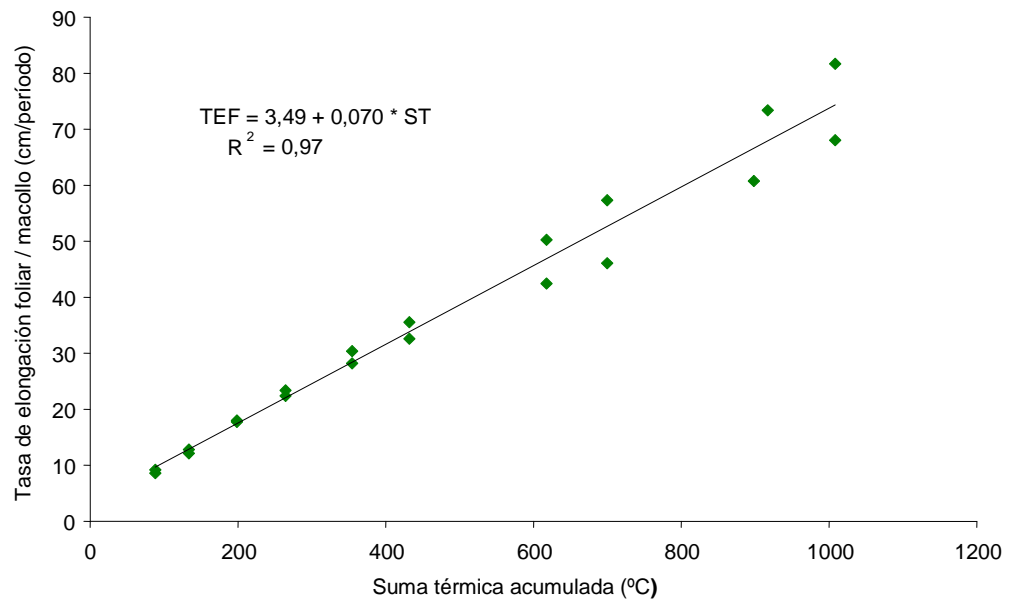


Gráfico No. 5. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar INIA Cetus

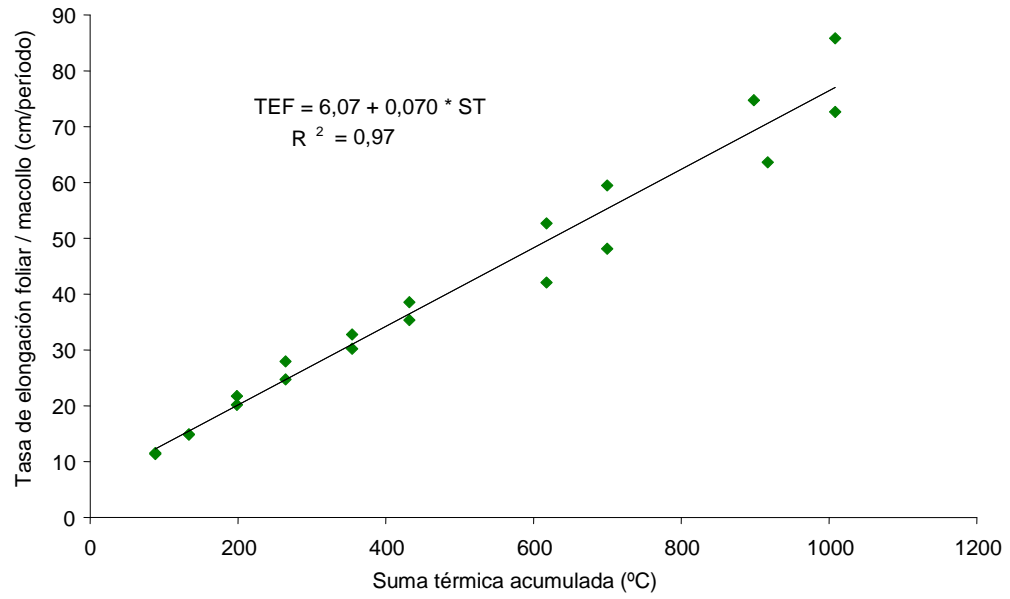


Gráfico No. 6. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar Conker

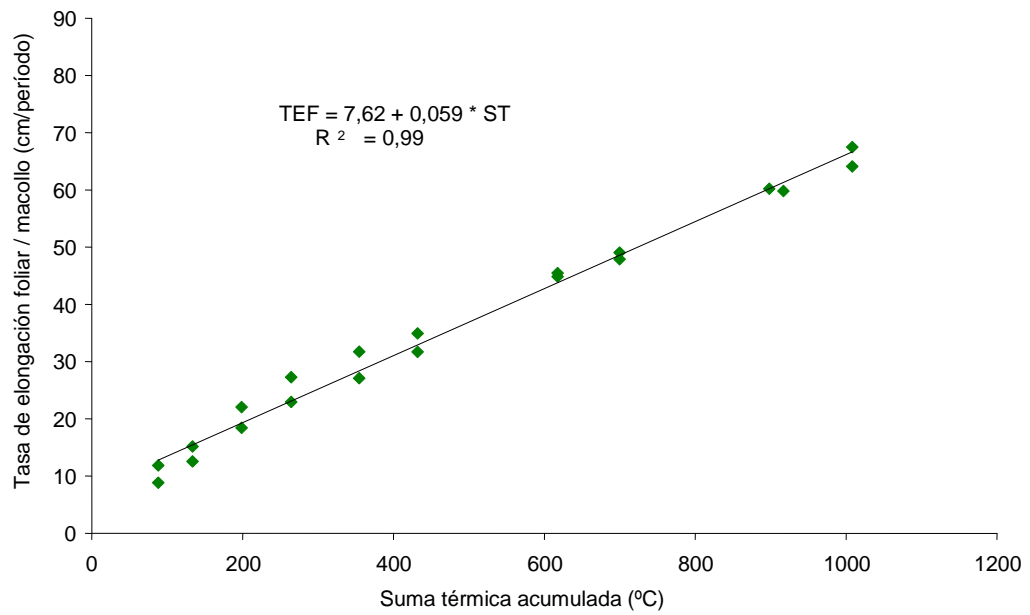


Gráfico No. 7. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar Dominó

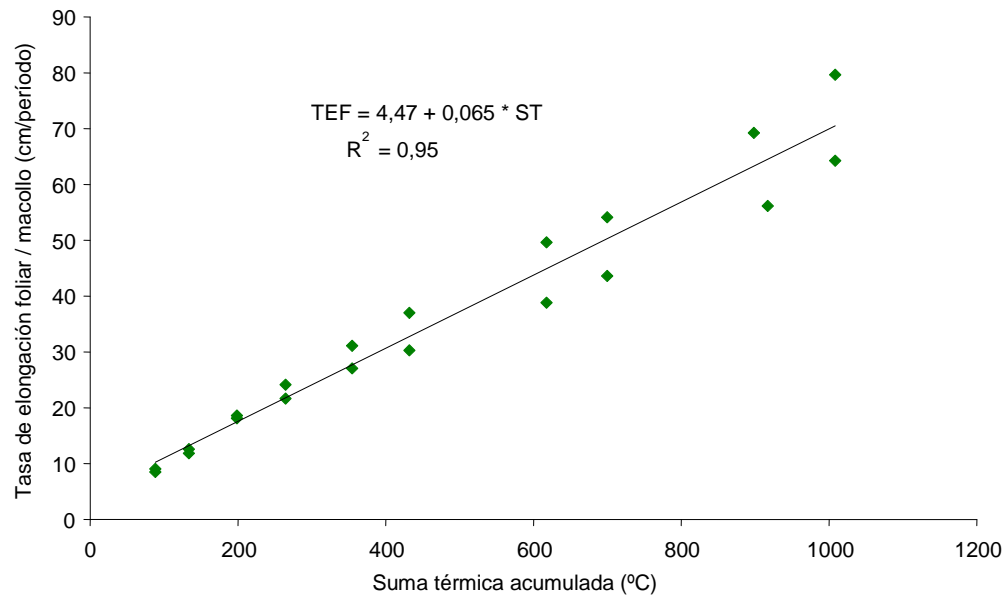


Gráfico No. 8. Relación entre la suma térmica con la tasa de elongación foliar por macollo en el cultivar Maverick Gold

Comparando los parámetros de las ecuaciones lineales obtenidas para cada cultivar, el incremento en cm de hoja/macollo por cada °C de temperatura acumulada es igual para INIA cetus, Conker, Maverick Gold y Dominó siendo mayor que en INIA Titán.

Cuadro No. 9. Comparación de los parámetros b y a de las ecuaciones lineales entre la tasa de elongación foliar de cada cultivar y la suma térmica

Cultivares	b	a	Probabilidad del modelo
Conker	A	AB C	p≤ 0,0001
INIA Cetus	A	C	p≤ 0,0001
Maverick Gold	A	B C	p≤ 0,0001
Dominó	A	A	p≤ 0,0001
INIA Titán	B	B	p≤ 0,0001

Probabilidad del modelo lineal tasa de elongación foliar (cm/macollo/período) = a+b * ST. Siendo ST= suma térmica (°C). Letras diferentes en la misma columna indican parámetros diferentes.

4.2. TASA DE SENESCENCIA FOLIAR DE LOS CULTIVARES Y SU RELACIÓN CON LA SUMA TÉRMICA

Cuadro No. 10. Comparación de la tasa de senescencia foliar promedio de los diferentes cultivares (cm/macollo/día)

Cultivares	Tasa de senescencia foliar (cm/mac/día)
Conker	0,97 A
Maverick Gold	0,90 A
INIA Cetus	0,71 A B
Dominó	0,56 B
INIA Titán	0,53 B
Probabilidad	≤ 0,0002

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Cuadro No. 11. Comparación de la tasa de senescencia foliar promedio de los diferentes cultivares (mm/macollo/°C)

Cultivares	Tasa de senescencia foliar (mm/mac/°C)
Conker	0,86 A
Maverick Gold	0,80 A
INIA Cetus	0,60 A B
Dominó	0,46 B
INIA Titán	0,44 B
Probabilidad	≤ 0,0002

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Existieron diferencias significativas ($p \leq 0,0002$) entre cultivares para esta variable. La tasa de senescencia por macollo y por día o por °C de Conker y Maverick Gold fue en valor 84 % mayor que la tasa de Dominó e INIA Titán. El cultivar INIA Cetus tuvo en valor intermedio de tasa de senescencia. Esta respuesta diferencial se refleja en los patrones de acumulación neta de tejido foliar.

La suma térmica en el modelo lineal explicó el 92% o más de las variaciones observadas en la tasa de senescencia foliar tanto para los cultivares de *Lolium multiflorum* y de *Lolium hybridum*, con un nivel significancia $p \leq 0,0001$ (gráficos No. 9, 10, 11, 12 y 13).

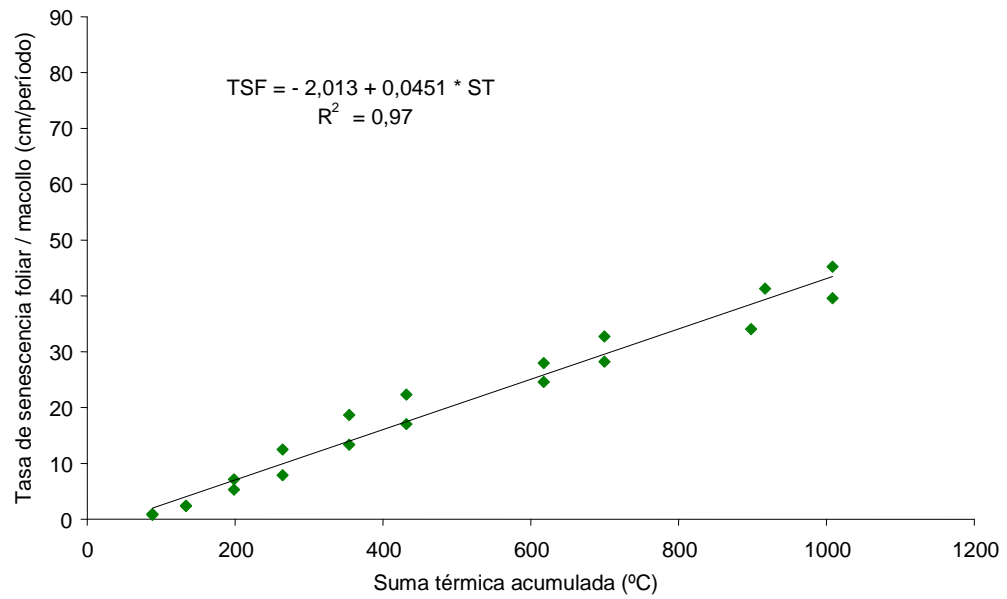


Gráfico No. 9. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar INIA Titán

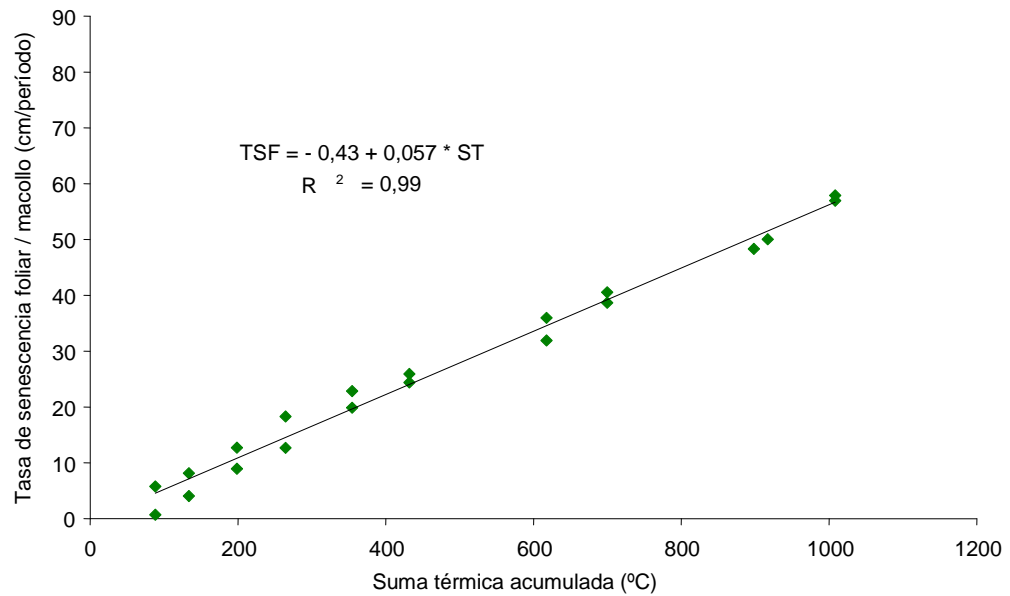


Gráfico No. 10. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar INIA Cetus

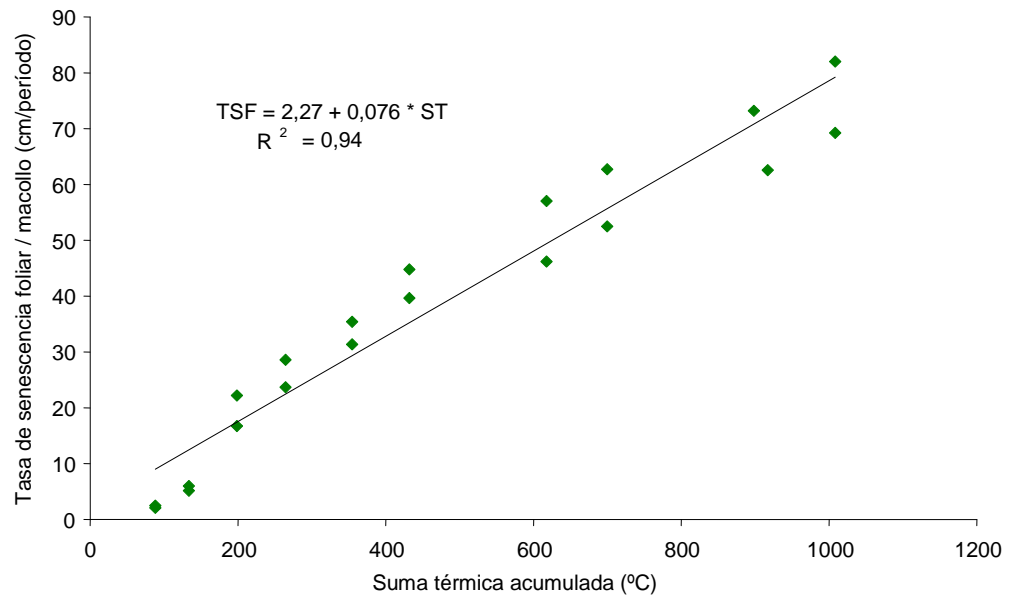


Gráfico No. 11. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar Conker

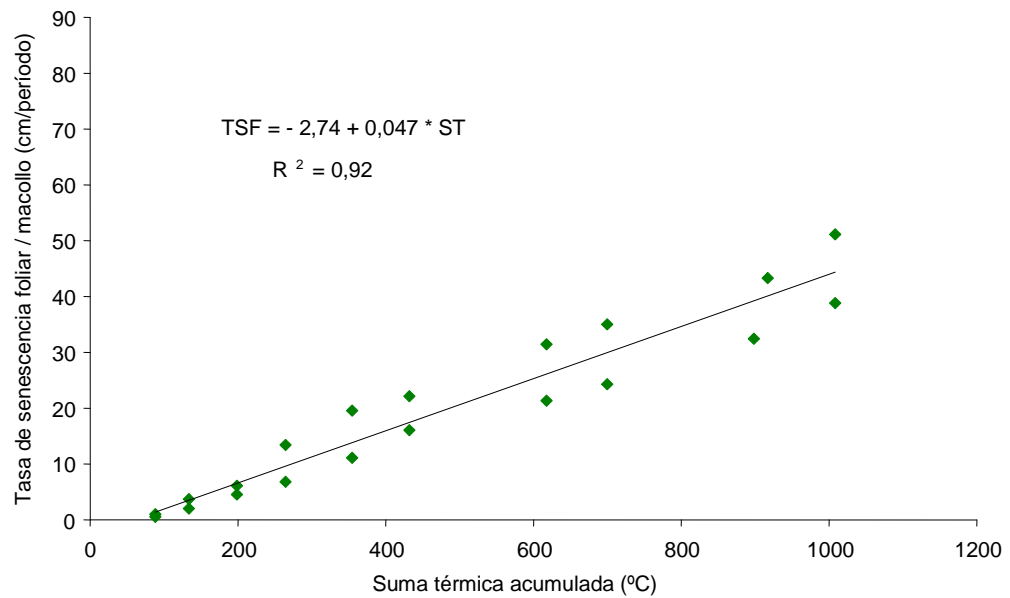


Gráfico No. 12. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar Dominó

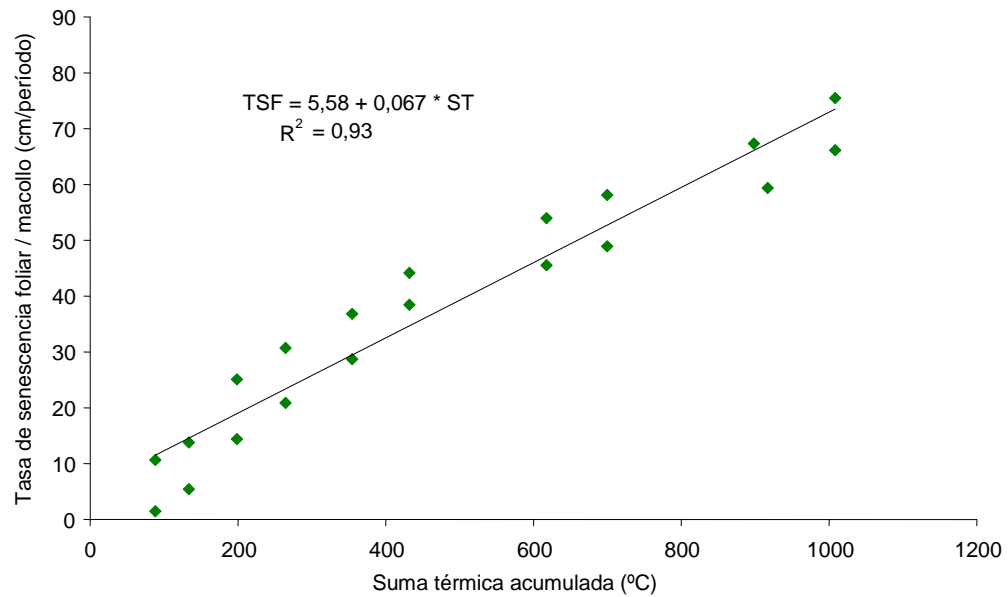


Gráfico No. 13. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar Maverick Gold

Comparando las relaciones entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo de todos los cultivares, INIA Titán y Dominó presentaron igual incremento de esta tasa con la temperatura y este fue inferior al incremento de la tasa en los otros cultivares. Conker fue el cultivar que presentó mayor incremento de la tasa con la temperatura.

Cuadro No. 12. Comparación de los parámetros b y a de las ecuaciones lineales entre la tasa de senescencia foliar de cada cultivar y la suma térmica

Cultivares	b	a	Probabilidad del modelo
Conker	A	A	$p \leq 0,0001$
Maverick Gold	AB	A	$p \leq 0,0001$
INIA Cetus	B	B	$p \leq 0,0001$
Dominó	C	C	$p \leq 0,0001$
INIA Titán	C	C	$p \leq 0,0001$

Probabilidad del modelo lineal tasa de senescencia foliar (cm/mac/período) = a+b ST. Siendo ST= suma térmica (°C). Letras diferentes en la misma columna indican parámetros diferentes.

4. 3. TASA NETA FOLIAR DE LOS CULTIVARES Y SU RELACIÓN CON LA SUMA TÉRMICA

Cuadro No. 13. Tasa de neta foliar promedio (cm/macollo/día) de los diferentes cultivares

Cultivares	Tasa neta foliar (cm/macollo/día)
Dominó	0,21 A
INIA Titán	0,18 A
INIA Cetus	0,17 A
Conker	-0,02 A
Maverick Gold	-0,03 A
Probabilidad	≤ 0,197

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Cuadro No. 14. Tasa de neta foliar promedio (mm/macollo/°C) de los diferentes cultivares

Cultivares	Tasa neta foliar (mm/macollo/°C)
Dominó	0,22 A
INIA Titán	0,17 A
INIA Cetus	0,16 A
Conker	-0,04 A
Maverick Gold	-0,06 A
Probabilidad	≤ 0,113

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

La variable estudiada no fue significativa entre cultivares. La tasa neta foliar por macollo por día y/o por grado centígrado de Maverick Gold y Conker fue incluso negativa, seguramente debió realizarse un corte durante el período experimental al menos en estos materiales. La baja tasa neta foliar del cultivar de *Lolium hybridum* Maverick Gold, se explica por su alta senescencia, al igual que el cultivar Conker, pero este último tiene elevada tasa de elongación.

La tasa neta foliar con la temperatura ajustó a un modelo lineal en forma significativa para los *Lolium multiflorum*: INIA Titán ($p \leq 0,0031$), INIA Cetus ($p \leq 0,0007$) y Dominó ($p \leq 0,0092$), pero los coeficientes de determinación entre ambas variables fueron medios a bajos. *Lolium multiflorum* Conker ($p \leq 0,0001$) y *Lolium hybridum* Maverick Gold ($p \leq 0,0016$) ajustaron a un modelo cuadrático.

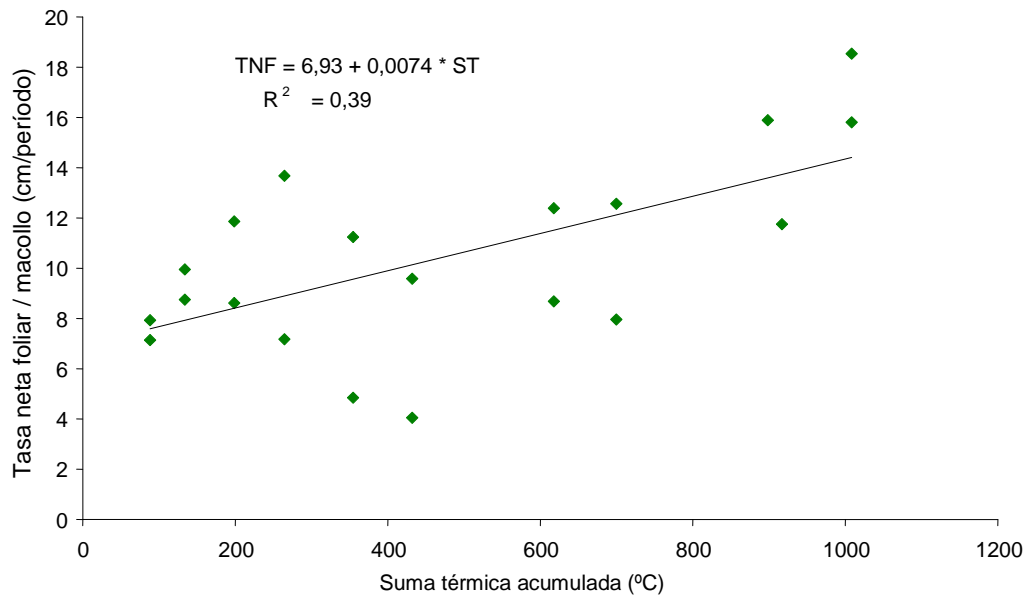


Gráfico No. 14. Relación entre la suma térmica con la tasa de neta foliar por macollo en el cultivar INIA Titán

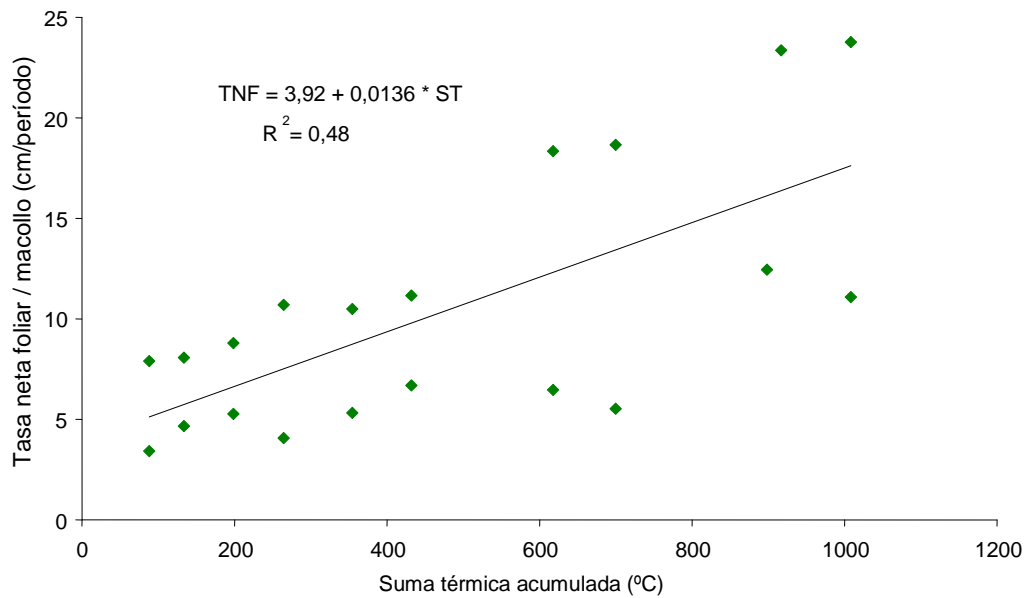


Gráfico No. 15. Relación entre la suma térmica con la tasa neta foliar por macollo en el cultivar INIA Cetus

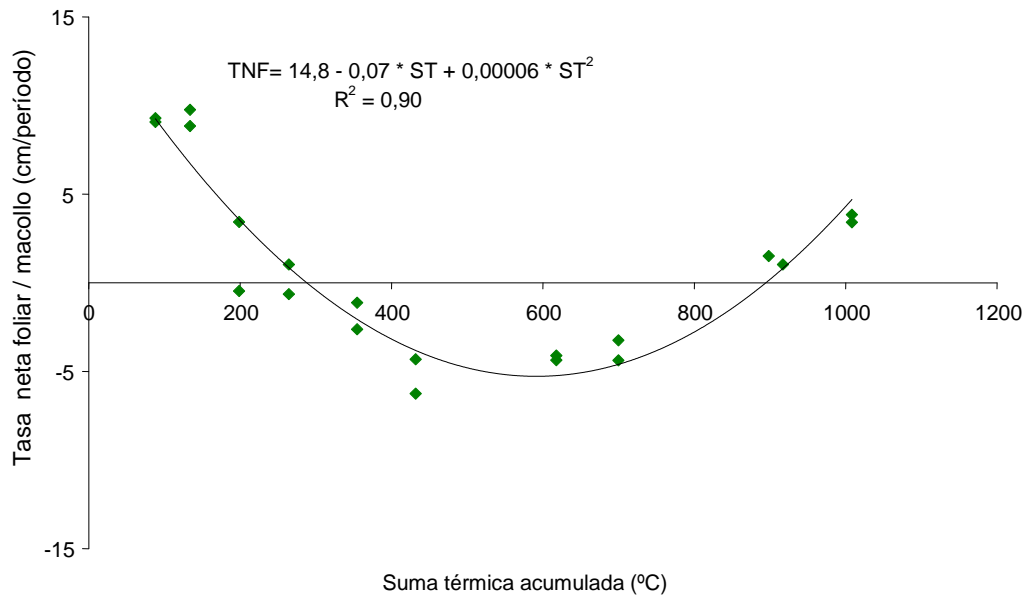


Gráfico No. 16. Relación entre la suma térmica con la tasa de senescencia foliar por macollo en el cultivar Conker

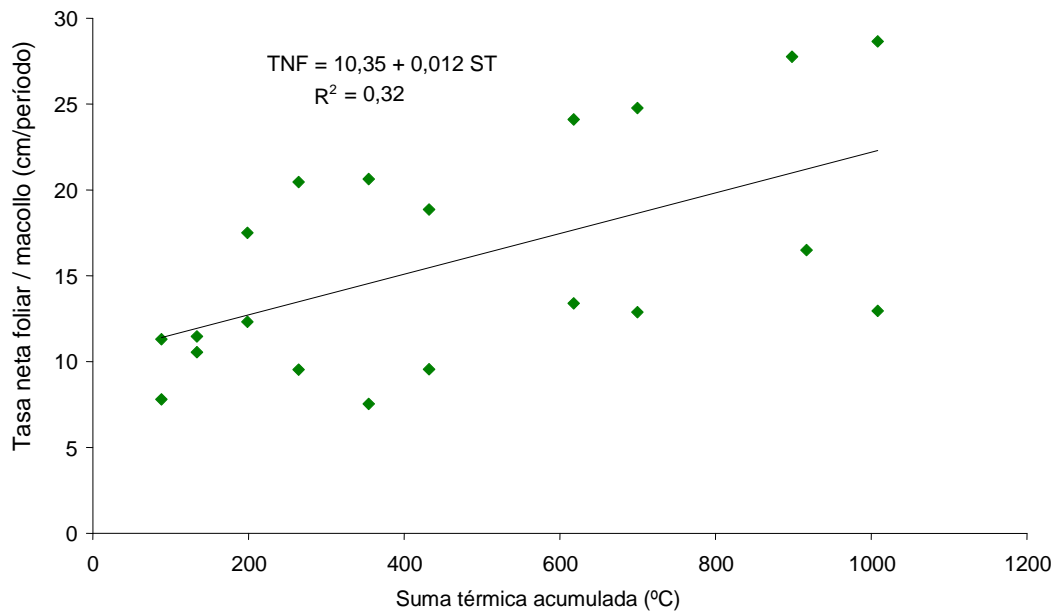


Gráfico No. 17. Relación entre la suma térmica con la tasa neta foliar por macollo en el cultivar Dominó

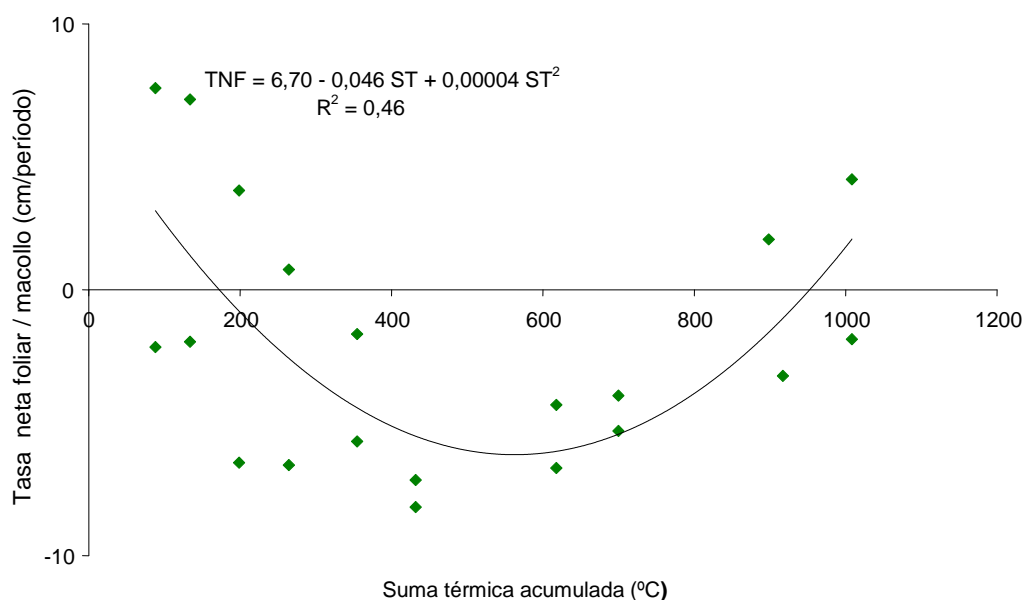


Gráfico No. 18. Relación entre la suma térmica con la tasa neta foliar por macollo en el cultivar Maverick Gold

Cuadro No. 15. Comparación de los parámetros b y a de las ecuaciones lineales entre la tasa neta de cada cultivar y la suma térmica

Cultivares	b	a	Probabilidad del modelo
INIA Cetus	A	C	p ≤ 0,0007
Dominó	A	A	p ≤ 0,0092
INIA Titán	A	B	p ≤ 0,0031

Probabilidad del modelo lineal tasa neta foliar (cm/macollo/período) = a+b * ST; siendo ST= suma térmica (°C). Letras diferentes en la misma columna indican parámetros diferentes.

Los modelos lineales no se diferencian en la pendiente pero si en la ordenada en el origen.

4. 4. TASA DE APARICIÓN FOLIAR DE LOS CULTIVARES Y SU RELACIÓN CON LA SUMA TÉRMICA

Si bien no se detectaron diferencias significativas entre cultivares en la tasa de aparición foliar durante el período experimental, si fue significativo el intervalo de aparición de hojas, diferencias no detectadas por la prueba Tuckey.

Como se ve en el cuadro hubo una tendencia de tener mayor filocrón en días y °C para Dominó y INIA Titán y menor para Conker en días y Maverick Gold en °C.

Cuadro No. 16. Tasa de aparición foliar (hojas aparecidas/macollo/día) y filocrón (días y °C necesarios para la aparición de una nueva hojas) promedio de los diferentes cultivares

Cultivares	Tasa de aparición foliar	Filocrón (días)	Filocrón (°C)
Conker	0,07	15,5 C	192 B C
Maverick Gold	0,07	16,2 B C	186 C
INIA Cetus	0,06	16,9 B C	197 B C
INIA Titán	0,06	22,5 A B	266 A B
Dominó	0,05	26,2 A	294 A
Probabilidad ≤	0,24	0,029	0,05

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,10$)

La suma térmica en el modelo lineal explicó desde el 95% hasta el 99% de las variaciones observadas en la tasa de aparición foliar para los cultivares, significativamente ($p \leq 0,0001$).

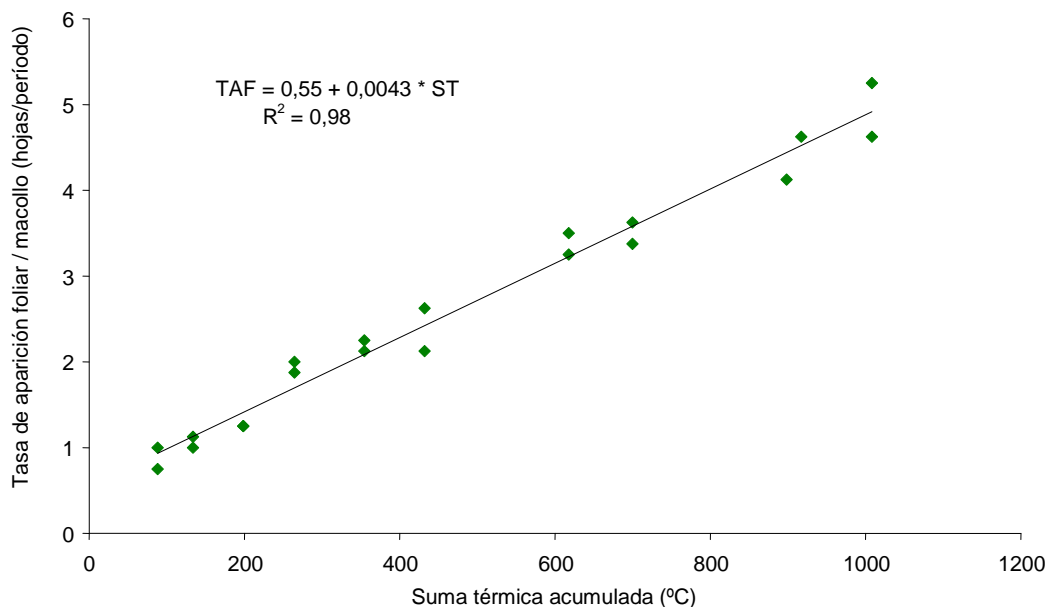


Gráfico No. 19. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar INIA Titán

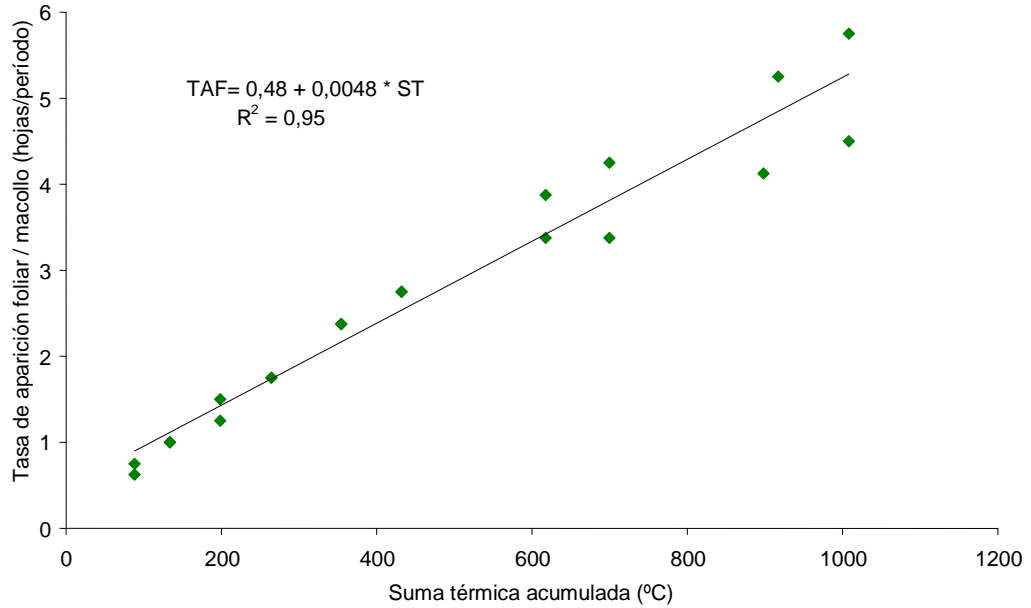


Gráfico No. 20. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar INIA Cetus

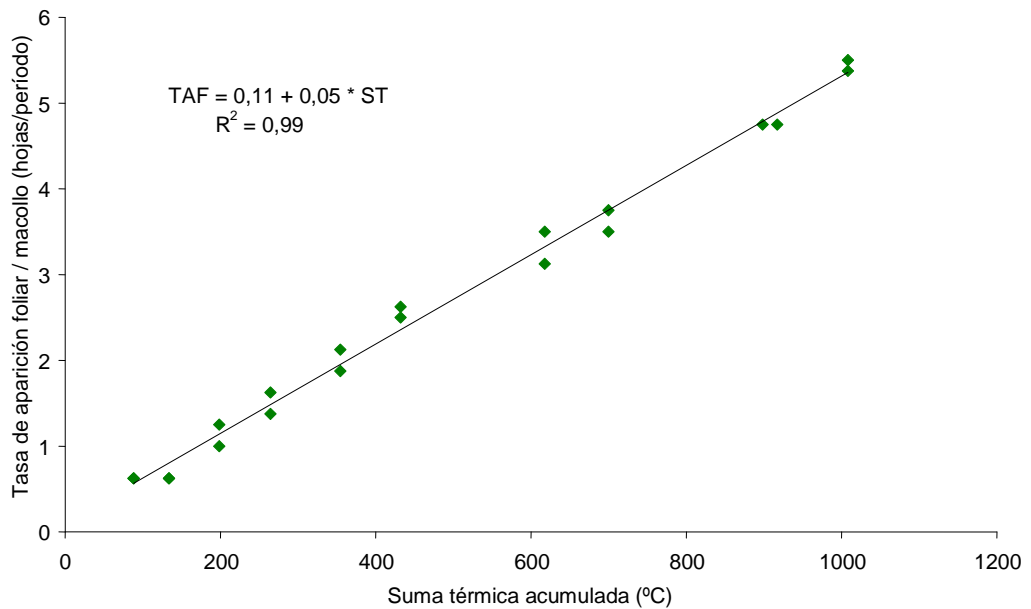


Gráfico No. 21. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar Conker

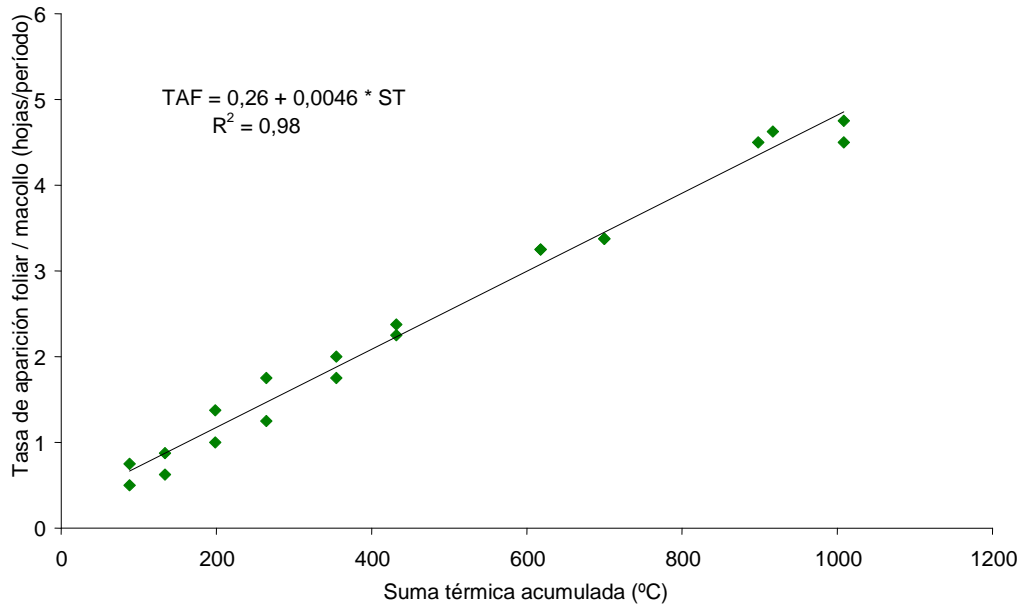


Gráfico No. 22. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar Dominó

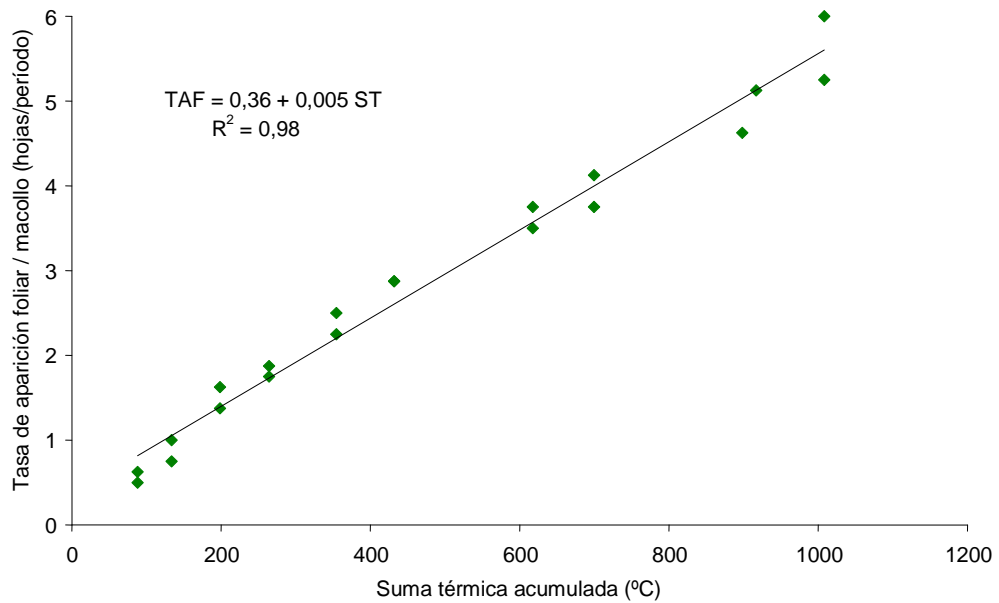


Gráfico No. 23. Relación entre la suma térmica con la tasa de aparición foliar por macollo en el cultivar Maverick Gold

El incremento de la tasa de aparición foliar con la temperatura es variable según el cultivar, siendo mayor en Conker que INIA Cetus y este a su vez mayor que Dominó y INIA Titán.

Cuadro No. 17. Comparación de los parámetros b y a de las ecuaciones lineales entre la tasa de aparición foliar de cada cultivar y la suma térmica

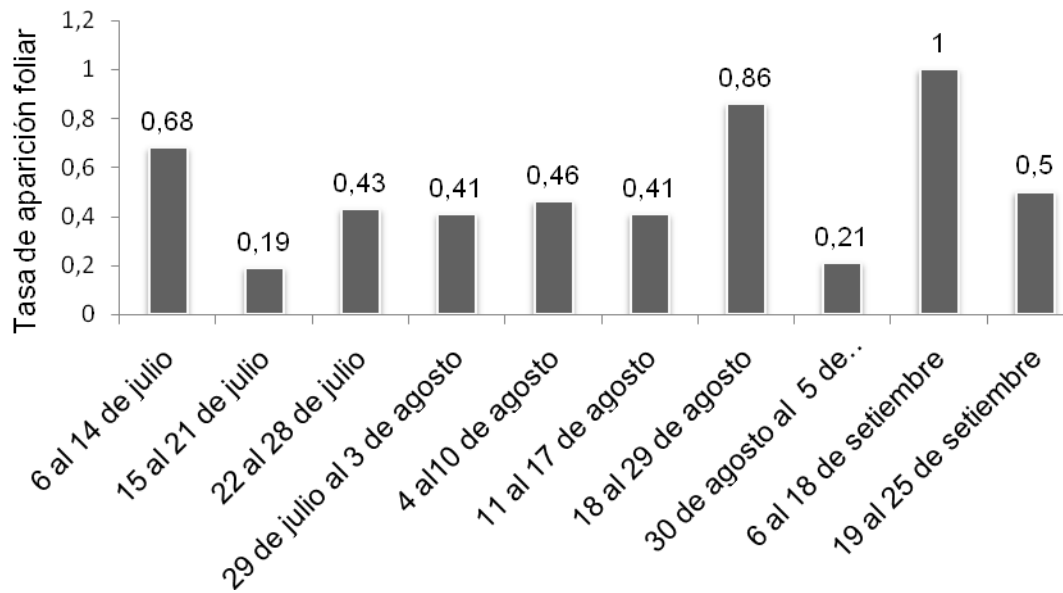
Cultivares	b	a	Probabilidad del modelo
Conker	A	D	$p \leq 0,0001$
Maverick Gold	AB	BC	$p \leq 0,0001$
INIA Cetus	B	AB	$p \leq 0,0001$
Dominó	C	C	$p \leq 0,0001$
INIA Titán	C	A	$p \leq 0,0001$

Probabilidad del modelo lineal tasa de aparición foliar (hoja/macollo/periodo) = $a + b * ST$. Siendo ST= suma térmica (°C) Letras diferentes en la misma columna indican parámetros diferentes.

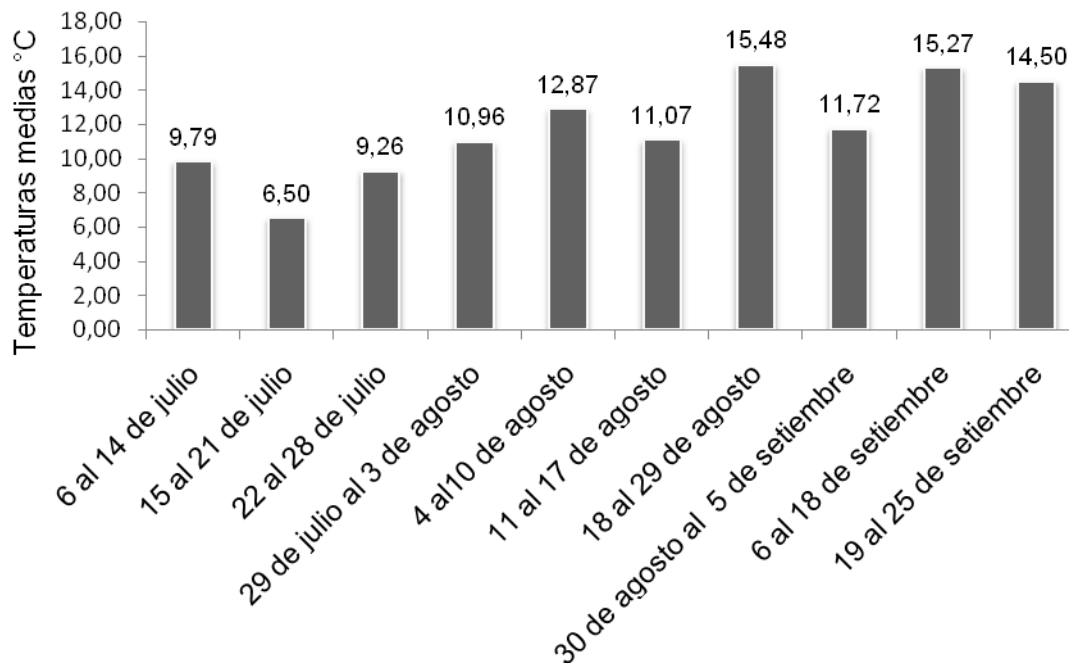
Cuadro No. 18. Comparación de la tasa de aparición foliar (hojas aparecidas por macollo) para diferentes períodos, promedio de todos loscultivares.

Fechas	Tasa de aparición foliar
6 al 18 de setiembre	1,00 A
18 al 29 de agosto	0,86 A B
6 al 14 de julio	0,68 B C
19 al 25 de setiembre	0,50 C
4 al 10 de agosto	0,46 C D
22 al 28 de julio	0,43 C D E
11 al 17 de agosto	0,41 C D E
29 de julio al 3 de agosto	0,41 C D E
30 de agosto al 5 de setiembre	0,21 D E
15 al 21 de julio	0,19 E
Probabilidad	$\leq 0,0001$

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)



Gráfica No. 24. Tasa de aparición foliar para las diferentes fechas durante el período experimental



Gráfica No. 25. Promedios de temperaturas medias (°C) según las fechas del período de medición.

Como lo demuestra el Cuadro No.18 la tasa de aparición foliar varió significativamente ($p \leq 0,0001$) según fecha. Comparando los datos de la tasa de aparición foliar por fechas (gráfica No. 24) con la temperatura promedio durante el período experimental (gráfica No. 25), se observa que las dos fechas con más alta tasa de aparición foliar correspondieron a las temperaturas más altas.

4. 5. VIDA MEDIA FOLIAR DE LOS CULTIVARES

Cuadro No. 19. Vida media foliar (días) en los diferentes cultivares

Cultivares	Vida media foliar (días)
Dominó	107 A
INIA Titán	95 A B
INIA Cetus	73 A B
Maverick Gold	64 A B
Conker	56 B
Probabilidad	$\leq 0,007$

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

El cultivar Conker, tuvo menor vida media foliar que Dominó.

4.6. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES PROMEDIO PARA TODO EL PERÍODO

4.6.1. Longitud total de láminas verdes por macollo

Cuadro No. 20. Comparación de la longitud total de láminas verdes por macollo en los diferentes cultivares

Cultivares	Longitud total de láminas verdes (cm)
Conker	38,2 A
INIA Cetus	34,6 B
Maverick Gold	33,1 B C
Dominó	31,6 C D
INIA Titán	30,5 D
Probabilidad	$\leq 0,0001$

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,10$).

La variable longitud total de hojas verdes fue significativa ($p \leq 0,0001$) para los cultivares diferenciándose estos ($p \leq 0,10$). Los cultivares Conker y INIA Cetus presentaron mayor largo total de hojas verdes por macollo que Dominó e INIA Titán, lo que era esperable ya que ambos presentaron mayores valores de tasas de elongación foliar por macollo.

4.6.2. Longitud promedio de lámina de hojas completamente elongadas sin senescencia y sin defoliación

Cuadro No. 21. Comparación de la longitud de láminas de hojas completamente elongadas (cm) en los diferentes cultivares

Cultivares	Longitud de láminas de hojas completamente elongadas (cm)
Conker	18,6 A
INIA Cetus	17,3 A B
Maverick Gold	16,3 B
Dominó	15,6 B
INIA Titán	15,2 B
Probabilidad	$\leq 0,067$

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,10$).

La longitud de la lámina de hojas completamente elongadas sin senescencia y sin defoliación dio significativo ($p \leq 0,067$) al 10 % para los diferentes cultivares, presentando Conker láminas más largas que Maverick Gold, Dominó e INIA Titán.

4.6.3. Número de hojas por macollo

4.6.3.1. Número de hojas completamente elongadas por macollo

La variable número de hojas completamente elongadas dio significativa ($p \leq 0,0001$) para los cultivares en evaluación. Con $p \leq 0,10$, el cultivar Conker, tuvo menor número de hojas completamente elongadas (18%) que lo demás cultivares, diferenciándose también en esta variable Maverick Gold de INIA Titán, cultivar que presentó el mayor valor en número de hojas ya elongadas.

Cuadro No. 22. Comparación de número de hojas completamente elongadas en los diferentes cultivares

Cultivares	Número de hojas completamente elongadas
INIA Titán	2,64 A
INIA Cetus	2,55 A B
Dominó	2,50 A B
Maverick Gold	2,42 B
Conker	2,08 C
Probabilidad	≤ 0,0001

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,10$).

4.6.3.2. Número de hojas en elongación por macollo

Cuadro No. 23. Comparación de número de hojas en elongación en los diferentes cultivares

Cultivares	Número de hojas en elongación
INIA Cetus	1,69 A
Dominó	1,60 A B
Conker	1,53 B
INIA Titán	1,49 B
Maverick Gold	1,48 B
Probabilidad	≤ 0,07

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,10$).

La variable número de hojas en elongación dio significativa ($p \leq 0,07$) al 10% en los diferentes cultivares. El cultivar INIA Cetus presentó mayor número de hojas en elongación que los cultivares Conker, INIA Titán y Maverick Gold.

4.6.3.3. Número de hojas totales por macollo

La variable número de hojas totales dio significativa ($p \leq 0,0001$) para los cultivares en evaluación. El cultivar Conker, seguido por Maverick Gold fueron los cultivares con menor número de hojas totales.

También se realizó un anova por cultivar y por fecha del número de hojas totales no variando en las distintas fechas de medición a excepción de Conker

(datos no presentados). Similares resultados encontraron otros autores (Lemaire y Chapman 1996, Colabelli et al. 1998).

Cuadro No. 24. Comparación de número de hojas totales en los diferentes cultivares

Cultivares	Número de hojas totales
INIA Cetus	4,24 A
INIA Titán	4,13 A
Dominó	4,11 A
Maverick Gold	3,89 B
Conker	3,58 C
Probabilidad	≤ 0,0001

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,10$).

4.7. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES MEDIDAS EN DOS MOMENTOS

Para la determinación de ciertas variables estructurales se realizaron medidas destructivas en dos momentos: el 21 de junio y el 3 de agosto. Únicamente en la primera fecha y en dos variables se detectaron diferencias entre materiales (cuadro No. 25).

Cuadro No. 25. Peso del macollo (mg/macollo) y proporción de macollos pequeños en el total de macollos para los diferentes cultivares el 21 de junio

Cultivares	Peso (mg/macollo)	% macollos pequeños
Dominó	74,1 A	6,4 B
INIA Titán	54,2 B	17,9 A B
Conker	51,0 B	12,7 B
INIA Cetus	45,7 B	13,1 B
Maverick Gold	40,1 B	25,3 A
Probabilidad ≤	0,007	0,013
Promedio	53,0	15,1
Desvío	12,8	6,9

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

El peso de macollo (mg) promedio de los cultivares fue de $53,0 \pm 12,8$. El cultivar Dominó tuvo mayor (55%) peso promedio por macollo que los demás

cultivares y baja proporción de macollos pequeños. Maverick Gold presentó mayor cantidad de macollos pequeños.

Las variables restantes, en ambas fechas, no presentaron diferencias significativas entre cultivares, pero la variación de los valores dentro de cada cultivar fue alta, lo que estaría indicando que se requería un mayor número de muestras para estimarlas. Por esto, de todas formas, se presentan los valores para cada cultivar promedio de ambas fechas.

La densidad de macollos promedio de todos los cultivares fue de 2127 ± 563 , con una proporción de macollos grandes de $30 \pm 16 \%$, y de macollos chicos de $21,8 \pm 10 \%$.

Cuadro No. 26. Densidad de macollos, proporción de estos según tamaño y tamaño promedio de macollos, valores promedio de las mediciones del 21 de junio y 3 de agosto

Cultivares	Número de macollos/m ²	% en número de macollos grandes	% en número de macollos pequeños	Tamaño de macollos (mg)
Maverick Gold	2417	21,2	23,8	64,4
INIA Cetus	2300	27,9	21,1	62,8
Conker	2075	31,4	20,2	66,4
INIA Titán	1967	32,9	24,8	62,8
Dominó	1875	34,7	19,1	76,5
Probabilidad \leq	0,80	0,89	0,96	0,90
Desvío \pm	563	16,0	10,2	

Si bien no se detectaron diferencias significativas se observa que los cultivares con mayor número de macollos presentan mayor proporción de macollos pequeños y en promedio el peso de estos es menor. Una excepción a lo esperable fue el cultivar INIA Titán que a pesar de su baja densidad de macollos, estos fueron de bajo peso; seguramente el nitrógeno presente en el suelo fue escaso, y pudo afectar más la expresión del potencial de este material.

Cuadro No. 27. Tamaño (longitud y ancho) y peso por unidad lineal (cm) de láminas, promedio de las mediciones del 21 de junio y 3 de agosto

Cultivares	Longitud de lámina (cm)	mg/ cm de lámina	Ancho de lámina (mm)*
Maverick Gold	11,7	0,98	3,3
INIA Cetus	10,7	1,30	4,7
Conker	10,7	1,18	4,2
INIA Titán	10,3	1,41	4,6
Dominó	11,6	1,53	4,7
Probabilidad	0,66	0,09	0,15
Desvío \pm	1,4	0,3	0,7

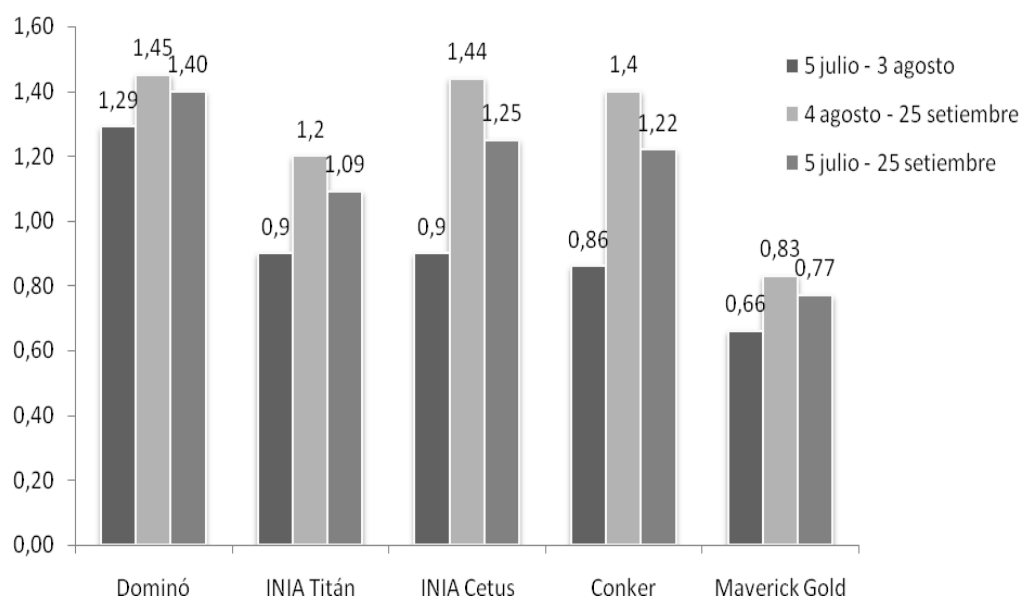
*Sólo el 21 de junio

Si bien no se detectaron diferencias significativas se observa que la longitud promedio de lámina para todos los cultivares fue de $11,0 \pm 1,4$ cm, su peso seco $1,28 \pm 0,30$ g/cm lineal y el ancho de lámina $4,3 \pm 0,7$ mm.

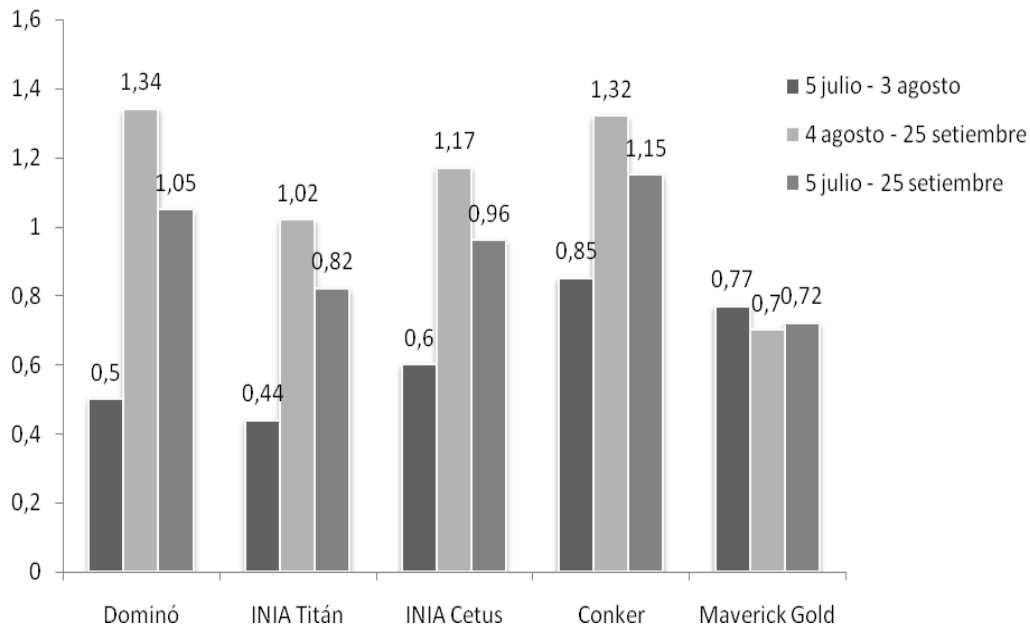
4.8. ESTIMACIÓN DE TASAS FOLIARES EN BIOMASA

4.8.1. Tasas foliares en peso seco/macollo

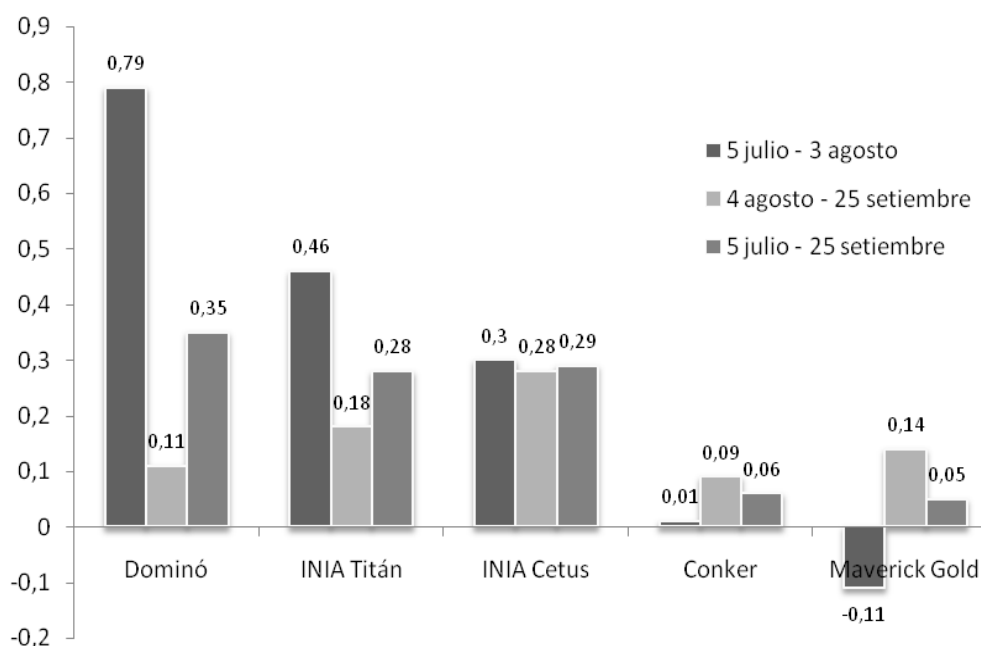
Las tasas foliares medidas en unidades lineales se multiplicaron por el peso de lámina por unidad lineal, medida esta a través de métodos destructivos que se realizaron en dos oportunidades. Por eso se estimaron estas variables para dos períodos (posterior a cada medida destructiva) y para todo el período experimental. No se detectaron diferencias significativas, pero se presenta la información por cultivar por considerar que las diferencias obtenidas son importantes.



Gráfica No. 26. Tasa crecimiento foliar bruto por macollo (mg MS/macollo/día) de los diferentes cultivares



Gráfica No. 27. Tasa de senescencia foliar por macollo (mg MS/macollo/día) de los diferentes cultivares

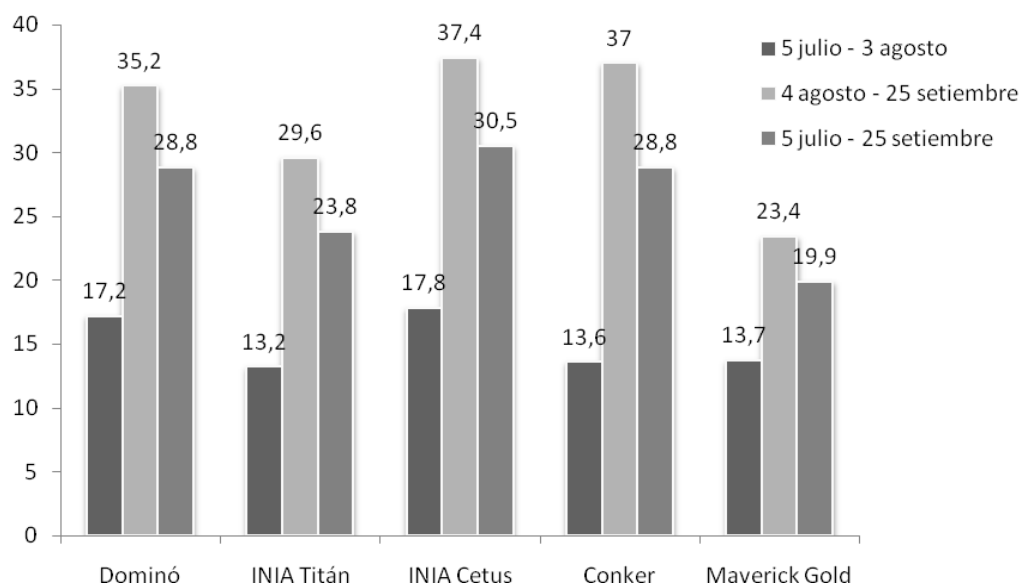


Gráfica No. 28. Tasa de crecimiento foliar neto por macollo (mg MS/macollo/día) de los diferentes cultivares

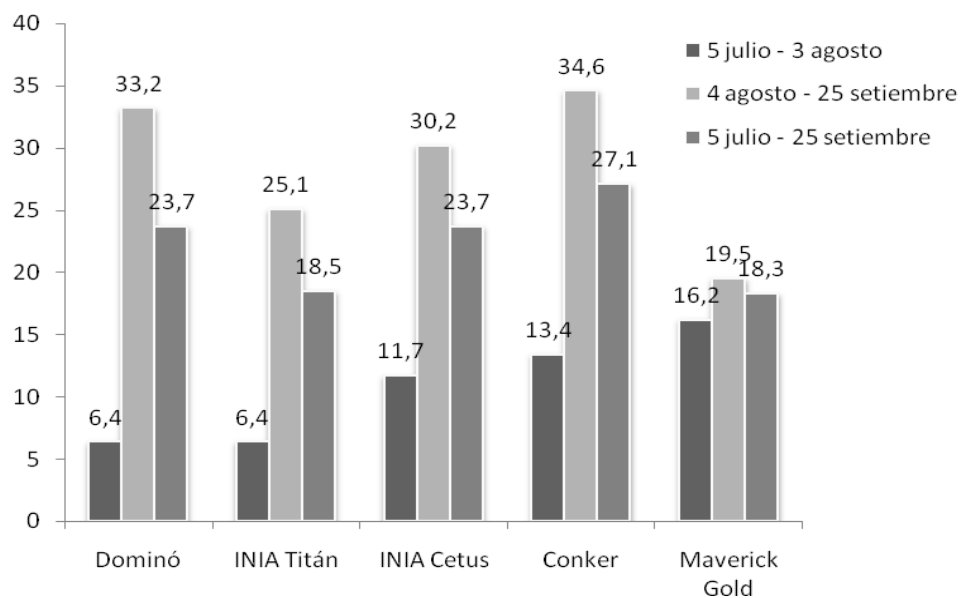
Se puede observar que en el segundo período al ser mayores las temperaturas las tasas se incrementaron. Los cultivares Dominó y INIA Titán incrementaron más su tasa de senescencia en este período con respecto al anterior que el resto de los cultivares. Esto determinó que ambos materiales presentaran el menor aumento en la tasa de crecimiento neto por macollo en el segundo período con respecto al primero.

4.8.2. Tasas foliares en peso seco por unidad de superficie

No se detectaron diferencias estadísticas entre cultivares dentro de cada período evaluado en la tasa de crecimiento foliar bruto por hectárea, ni en la tasa de senescencia foliar por hectárea ni en la tasa de crecimiento foliar neto por hectárea.



Gráfica No. 29. Tasa de crecimiento foliar bruto por hectárea (kg MS/ha/día) de los diferentes cultivares



Gráfica No. 30. Tasa de senescencia foliar por hectárea (kg MS/ha/día) de los diferentes cultivares

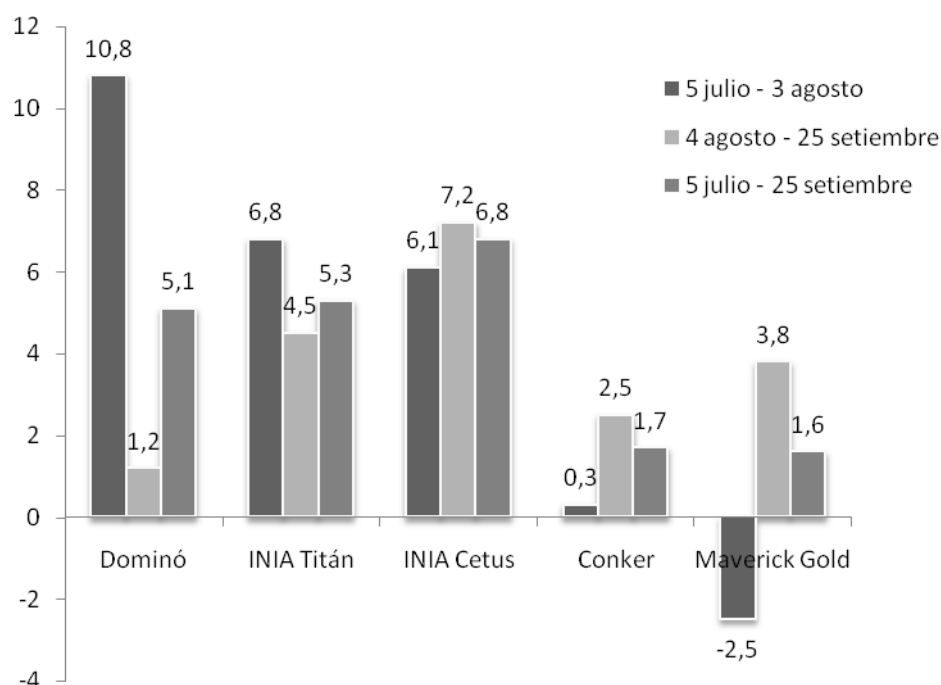


Gráfico No. 31. Tasa de crecimiento foliar neto por hectárea (kg MS/ha/día) de los diferentes cultivares

Si bien Conker en el segundo período incrementó más su tasa de crecimiento bruta por unidad de superficie que los otros cultivares, Dominó y INIA Titán, fueron los materiales que le siguieron en dicho incremento, a la inversa de lo que ocurrió cuando se estimó por macollo. En cambio el comportamiento fue similar de la tasa de senescencia, por macollo o por unidad de superficie, incrementando está a partir de agosto, en mayor proporción con respecto al período anterior, los cultivares Dominó e INIA Titán. Lo que determinó que ambos materiales presentaran el menor aumento en la tasa de crecimiento neto por superficie en el segundo período con respecto al primero.

5. DISCUSION

5.1. FLUJOS DE TEJIDOS FOLIARES Y SUS RELACIONES CON LA SUMA TÉRMICA

La tasa de elongación foliar en todos los cultivares ajustó a un modelo lineal significativamente ($p \leq 0,0001$) con la suma térmica. Esto coincide con otros autores que también encontraron relación lineal entre la tasa de elongación foliar y la temperatura para temperaturas por encima de 8°C (Gastal et al., 1992). En este trabajo solo en un período se registró una temperatura promedio inferior (6,5°C). Lemaire y Chapman (1996) encontraron relaciones lineales en el rango de temperatura diaria promedio entre 12°C hasta 20-25°C.

El incremento en la longitud de hoja/macollo por cada °C de temperatura acumulada fue igual para INIA Cetus, Conker, Maverick Gold y Dominó siendo mayor que en INIA Titán. También difirieron a nivel de ordenadas al origen, interpretándose este parámetro como indicador de la capacidad específica para crecer a bajas temperaturas en condiciones naturales de campo (Agnusdei et al., 1996).

La tasa de elongación foliar promedio para el período estudiado de Conker fue mayor que la de INIA Titán. La mayor tasa de elongación foliar de Conker, determinó un mayor tamaño de hoja ya expandida y una mayor longitud total de láminas por macollo.

Una rápida expansión de área foliar es un rasgo deseable principalmente en las primeras etapas de crecimiento de los cultivos, ya que lleva a un rápido cierre del canopeo, reduciendo la evaporación de la superficie del suelo y por lo tanto aumenta el uso eficiente del agua (Richards et al., citados por Bultynck et al., 2004). También conlleva a que sea más competitivo con las malezas por la intercepción de luz (Lemaire, 2001).

Una alta tasa de expansión foliar produce rápidamente una mayor superficie fotosintética y así permite promover una mayor tasa de establecimiento y de rebrote después del pastoreo (Gao y Wilman, 1994).

A pesar que el cultivar Conker tuvo la mayor tasa de elongación foliar, esto no se correlacionó negativamente con el número de macollos, lo cual era esperable para ciertos autores (Casal et al. 1985, Skinner y Nelson 1994, Nelson 2000). La falta de correlación entre la alta tasa de elongación foliar y la

menor densidad de macollaje del cultivar Conker se explicaría porque éste cultivar no alargó el filocrón sino que lo acortó.

Tampoco tuvo el mayor rendimiento de forraje y rendimiento por macollo, lo que son rasgos esperables para un cultivar de alta tasa de elongación foliar y de hojas largas.

Conker no resultó con mayor ancho foliar a pesar de su mayor tasa de elongación foliar. Esto coincide con Colabelli et al. (1998) para los cuales el ancho foliar presenta normalmente variaciones de menor magnitud que la tasa de elongación foliar. Este resultado no concuerda con Bultynck et al. (2004), para ellos las especies con mayor tasa de elongación foliar mostraron un aumento en el ancho de la hoja.

La tasa de senescencia de las hojas se incrementa con la temperatura (Colabelli et al., 1998). INIA Titán y Dominó presentaron igual incremento de la tasa de senescencia con la temperatura, incremento que fue inferior al de los otros cultivares. Conker fue el que presentó mayor incremento de la tasa con la temperatura.

La tasa de senescencia por macollo y por día o por °C de Conker Y Maverick Gold fue en valor 84 % mayor que la tasa de Dominó e INIA Titán. El cultivar INIA Cetus tuvo un valor intermedio de tasa de senescencia.

Esta respuesta diferencial se refleja en los patrones de acumulación neta de tejido foliar. Sin embargo esta variable no fue significativa entre cultivares. De todos modos la tasa de acumulación neta foliar por macollo por día y/o por grado centígrado de Maverick Gold y Conker fueron en valor menores, e incluso negativas, lo que se relaciona con sus altas tasas de senescencia foliar. La acumulación de material senescente estaría afectando la capacidad fotosintética y así la productividad (Lemaire y Chapman, 1996).

A los pocos días de iniciado el estudio Maverick Gold y Conker posiblemente ya habían alcanzado su IAF óptimo, el cual se define por el aumento de la tasa de crecimiento de la pastura hasta llegar al punto donde el 95-100% de la luz incidente es interceptada, aquí la tasa de acumulación neta es máxima. Luego de este punto la tasa de acumulación neta comienza a disminuir porque las hojas en las capas inferiores del canopeo están a la sombra, por debajo del punto de compensación de luz, lo que resulta en una pérdida de carbono neto a través de estas hojas por respiración (Chapman y Lemaire, 1993).

A esto se podría sumar el hecho que las hojas senescentes en invierno son las producidas en otoño, y por lo tanto de mayor tamaño foliar que las nuevas hojas, lo que determina menores tasas netas de acumulación de forraje (Colabelli et al., 1998).

Como el IAF óptimo aumenta con la intensidad de luz (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996) posteriormente al final del período, a partir del 18 de agosto, la tasa neta de estos cultivares retomaron valores positivos. Seguramente debió realizarse un corte durante el período experimental, al menos en estos materiales. Los otros cultivares alcanzarían su IAF óptimo más tarde en el tiempo.

El aumento de las tasas netas al final del período se explica por el estado fisiológico y el aumento de temperaturas en la primavera (Davies, 1971). Gillet et al. (1981) concluyeron que las plantas en estado reproductivo y con el aumento de la temperatura aceleran el crecimiento aéreo, la inducción de la floración es acompañada por un aumento de la tasa de elongación foliar, conduciendo a una rápida elongación de los tallos.

La tasa neta foliar con la temperatura ajustó a un modelo lineal en forma significativa para los *Lolium multiflorum*: INIA Titán ($p \leq 0,0031$), INIA Cetus ($p \leq 0,0007$) y Dominó ($p \leq 0,0092$), pero los coeficientes de correlación entre ambas variables fueron medios a bajos. *Lolium multiflorum* Conker ($p \leq 0,0001$) y *Lolium hybridum* Maverick Gold ($p \leq 0,0016$) ajustaron a un modelo cuadrático.

Dominó e INIA Titán presentaron los mayores filocrones (significativo al 10%) y menores tasas de elongación foliar, lo cual resulta en un crecimiento más lento y al ser la senescencia menor, determina un lento recambio foliar, características estas asociadas a los materiales tetraploides, que poseen ciclos más largos (Carámbula, 2002).

Aunque no difirió de manera significativa ($p \leq 0,24$) la tasa de aparición foliar entre cultivares, en función del filocrón podríamos concluir que Conker, Maverick Gold e INIA Cetus serían cultivares de alto recambio foliar, con alta densidad de macollos (en valor, aunque no fue significativo) que garantizan un buen rebrote después de la defoliación. La alta tasa de aparición foliar (menor filocrón) indica un recambio foliar más acelerado por lo que 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 una tasa de macollaje potencial mayor, factores que confieren a las plantas aptitudes para adaptarse a la extracción frecuente de tejido foliar (Colabelli et al. 1998, Lemaire 1999).

Las tasas de senescencia foliar de los materiales Maverick Gold y Conker, se relaciona con sus menores intervalos de aparición de hojas, ya que ambas variables están relacionadas (Colabelli et al., 1998).

Los cultivares Dominó e INIA Titán serían de lento recambio foliar, de baja densidad macollos, pero de macollos grandes, que maximizan el tamaño de bocado del animal, pero la capacidad de rebrote después de la defoliación sería menor por una menor eficiencia fotosintética del área foliar remanente y por un menor número de meristemas. Al tender a ser menor la tasa de aparición foliar la tasa de senescencia es menor obteniéndose la máxima acumulación neta de tejido foliar más tardíamente en el tiempo, por lo tanto estos genotipos son aptos para sistemas de utilización que involucren defoliaciones poco frecuentes (Colabelli et al., 1998).

La suma térmica en el modelo lineal explicó desde el 95% hasta el 99% de las variaciones observadas en la tasa de aparición foliar para los cultivares, significativamente ($p \leq 0,0001$). Esto concuerda con otros autores que obtuvieron altos coeficientes de determinación para las relaciones lineales entre el número de hojas producidas en un determinado intervalo de tiempo y la temperatura acumulada, confirmando que ésta última es el factor principal que controla la tasa de aparición de hojas (Peacock 1975, Chapman y Lemaire 1993, Frank y Bauer 1995, Kirby 1995, Wilhem y McMaster 1995, Colabelli et al. 1998, Cruz y Boval 2000). Para la mayoría de las especies C_3 la respuesta a la tasa de aparición foliar a la temperatura es lineal (Lemaire y Agnusdei, 2000).

El incremento de la tasa de aparición foliar con la temperatura es variable según el cultivar, siendo mayor en Conker que INIA Cetus y este a su vez mayor que Dominó e INIA Titán.

Los cambios estacionales en la tasa de aparición de hojas fueron fuertemente influenciados por la temperatura (Peacock, 1975). Como lo demuestra el cuadro No. 18 la tasa de aparición foliar varió significativamente ($p \leq 0,0001$) según fecha. La menor tasa de aparición foliar entre el 15 y de 21 julio coincide con las menores temperaturas promedios ($6,5^\circ \text{C}$). Las mayores temperaturas se registraron entre el 18 y 29 de agosto ($19,5^\circ \text{C}$) y el 6 y 25 de septiembre ($15,4^\circ \text{C}$) fechas con altas tasas de aparición foliar. Se dio una excepción en el período entre 19 y 25 de septiembre, a pesar de altas temperaturas registradas en ese período la tasa de aparición resultó relativamente baja.

Esto último se debería a que la tasa de aparición foliar tiende a disminuir con el desarrollo del canopeo porque la duración del crecimiento foliar de las

sucesivas hojas tiende a aumentar y consecuentemente también lo hace su longitud final (Sylsbury, citado por Duru y Ducrocq, 2000). Este fenómeno podría ser consecuencia del aumento del tiempo necesario para que el ápice de la hoja asome por la vaina cada vez más larga (Miglietta, citado por Duru y Ducrocq, 2000).

5.2. VIDA MEDIA FOLIAR DE LOS CULTIVARES

La vida media foliar puede ser utilizada para la caracterización de las aptitudes diferenciales de las especies en la acumulación de tejidos foliares verdes (Lemaire 1999, Lemaire y Agnusdei 2000) lo que se denomina rendimiento techo (Lemaire y Chapman, 1996). La vida media foliar determina el máximo número de hojas vivas que un macollo individual puede soportar cuando su rendimiento techo es alcanzado (Lemaire y Agnusdei, 2000). El conocimiento de la vida media foliar es importante ya que nos permite saber cuál es el tiempo de rebrote máximo que hay respetar antes de su pérdida por senescencia, para optimizar la cosecha de los tejidos foliares (Lemaire, 1999).

El cultivar Conker tuvo menor vida media foliar que Dominó, esto confirma que éste cultivar tiene rápido recambio foliar. Dominó junto a INIA Titán fueron los cultivares que presentaron menor tasa de senescencia foliar y Conker fue el de mayor tasa de senescencia foliar. Esta característica explicaría porqué la vida media foliar es más breve y la menor cantidad de hojas vivas por macollo (Colabelli et al., 1998) en Conker comparado con el resto de los cultivares. También la menor vida media foliar de Conker se explicaría por ser el cultivar que tuvo menor filocrón en días.

En función de la vida media foliar el cultivar Dominó tendría el mayor rendimiento techo y Conker tendría el menor (Lemaire y Chapman 1996, Lemaire 1999). Esto podría explicar porqué durante el período experimental al no realizarse cortes durante el mismo, Conker y Maverick Gold presentaron tasas de acumulación foliar netas negativas.

Según la teoría de “Tilman” las especies con vida media foliar larga tienen tasas de crecimiento lentas, asociadas con un alto grado de conservación de los recursos internos, por lo que persisten mejor en malas condiciones del suelo que las especies con vida media foliar corta (Lemaire, 2001). Según este criterio los cultivares Dominó e INIA Titán se caracterizan por ser cultivares de crecimiento lento y alto grado de conservación de los recursos.

A la inversa, en condiciones de suelo fértil las especies más competitivas son las de vida media foliar corta, las que tienen una alta tasa de adquisición de

los recursos del suelo, mejorando el crecimiento del tallo para una captura de luz más rápida y considerándose especies de crecimiento rápido (Lemaire, 2001). En este caso el cultivar que se caracteriza por tener una vida media foliar breve sería Conker.

Debemos subrayar aquí la importancia del conocimiento de la vida media foliar de las especies para el manejo del pastoreo en pasturas, ya que determina en gran medida la proporción de la producción herbácea bruta que puede ser efectivamente cosechada en un programa de manejo del pastoreo (Lemaire y Chapman, 1996).

Cuando el intervalo de defoliación es menor que la vida media foliar, solo la fracción de material de la hoja debajo de la altura de defoliación tiene senescencia y se descompone, pero cuando el intervalo de defoliación es mayor que la vida media foliar, una mayor proporción del material foliar por senescencia se pierde y la diferencia de producción primaria y producción cosechable aumenta (Chapman y Lemaire, 1993). El cultivar Conker al tener menor vida media foliar permite un manejo de defoliaciones más frecuentes, el caso contrario sería el cultivar Dominó, donde su mayor vida media foliar se adaptaría a un manejo de defoliaciones menos frecuentes.

5.3. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES

La variable longitud total de hojas verdes fue significativa ($p \leq 0,0001$) para los cultivares presentando Conker e INIA Cetus mayor longitud total de hojas verdes por macollo, resultado esperable ya que ambos presentaron los mayores valores de tasas de elongación foliar. Sin embargo ambos cultivares difieren en el número de hojas totales. Conker presenta menor número de hojas implicando láminas más largas.

La combinación de la tasa de elongación y la tasa de aparición foliar permite determinar la longitud foliar de las hojas completamente expandidas (longitud foliar final) o sea el tamaño foliar (Lemaire, 1999), siempre y cuando las hojas se elongen a una tasa más o menos constante durante el período de elongación (Lemaire y Agnusdei, 2000). El tamaño final de las hojas depende de cada especie. Conker tuvo el menor filocrón expresado en días y fue el cultivar de mayor tamaño foliar. Esto no concuerda con Lemaire y Chapman (1996) para los cuales el tamaño foliar es inversamente proporcional a la tasa de aparición.

El número de hojas vivas totales por macollo es una variable bastante constante para cada cultivar o especie, ya que en una condición de estado

estable se alcanza un equilibrio entre la aparición y muerte de las hojas (Colabelli et al., 1998). En este trabajo el número de hojas totales de cada cultivar por fecha fue constante en todos los períodos a excepción de Conker (datos no presentados).

Esta variable se determina por el producto entre la vida media foliar y la tasa de aparición foliar (Chapman y Lemaire 1993, Lemaire y Chapman 1996). El menor número de hojas en Conker se explicaría por presentar menor vida media foliar. Quizás ambas variables la tasa de aparición foliar y la vida media foliar fueron afectadas por condiciones de sombra (Davies, 1971) en este cultivar, lo que podría explicar la variación en el número de hojas durante el período evaluado.

La longitud foliar de los cultivares INIA Cetus y Conker se debió a la mayor tasa de elongación foliar. Pero en estos casos no se dio la asociación negativa entre tamaño foliar y densidad de macollos (Robson, Zarroug, citados por Bahmani et al., 2000) ya que la tasa de aparición foliar y la densidad de macollos fueron relativamente altas, contribuyendo a una mejor productividad.

La falta de asociación negativa entre tamaño foliar y densidad de macollaje concuerda con los resultados de Bahmani et al. (2000), en los que la selección por tasas de elongación foliares altas y longitudes de láminas largas se asoció a un sitio de llenado reducido, pero no necesariamente resultó en un reducido número de macollos por planta.

Los cultivares tetraploides evaluados presentaron como era esperable menor cantidad de macollos por planta que los diploides. El 21 de junio el cultivar Dominó tuvo mayor (155%) peso por macollo que los demás cultivares lo cual concuerda con su menor densidad de macollos (74% en comparación al resto de los materiales) y menor proporción de macollos chicos (37 % del promedio de los demás cultivares). Esto se asocia a la relación inversa encontrada entre número de macollos y tamaño de los mismos (Mathew et al., 1995). Esto no sucedió con INIA Titán que a pesar de su baja densidad de macollos estos fueron de bajo peso. Seguramente el nitrógeno presente en el suelo fue escaso y afectó la expresión del potencial de este cultivar poco adaptado a bajos niveles de fertilidad (Carámbula, 2002).

Maverick Gold, material diploide, presentó alto número de macollos por unidad de superficie (no significativo) y alta proporción de macollos chicos, resultados que se asocian con su tendencia a presentar una mayor tasa de aparición foliar, siendo esta el primer control genético de la tasa de macollaje

(Lemaire, citado por Lemaire et al., 1987), ya que determina directamente el número potencial de macollos (Davies, citado por Chapman y Lemaire, 1993).

La longitud promedio de lámina, su peso seco por cm y el ancho de lámina (mm) no se diferenciaron significativamente. Era esperable que los cultivares tetraploides (INIA Titán y Dominó) presentaran las láminas más largas, de mayor ancho y peso por cm lineal, lo que correspondería a genotipos de baja densidad de macollos (característica de este tipo de material) pero con macollos de gran tamaño (tendencias que se cumplen a excepción de INIA Titán).

Las diferencias morfogenéticas observadas sugieren contrastes intervarietales marcados en los tiempos de máxima acumulación y recomposición del tejido foliar, en el potencial de macollaje y por ende en la adaptación de las especies a diferentes regímenes de defoliación. Esta heterogeneidad morfogenética debería considerarse en la elaboración de estrategias eficientes y sostenibles de utilización del forraje y a la hora de evaluar dichos materiales.

6. CONCLUSIONES

Existieron diferencias morfogénicas entre los cultivares de *Lolium multiflorum* y *Lolium hybridum* para las características evaluadas.

Las diferencias en las variables morfogénicas de los cultivares se expresaron en diferentes estructuras de las pasturas.

Estas características nos permitió caracterizar de forma más eficaz a los cultivares en estudio y realizar recomendaciones de manejo diferentes para cada cultivar. En función del filocrón los cultivares Conker y Maverick Gold son materiales de alto recambio foliar, con altas tasas de elongación foliar que permiten alcanzar rápidamente el IAF óptimo, con vida media foliar menor y tasas de senescencia foliares mayores. Esto se asoció a una mayor densidad de macollos (no significativo estadísticamente) y por lo tanto están más adaptados a defoliaciones frecuentes. Los cultivares tetraploides, Dominó e INIA Titán, en estas condiciones, se ubicaron en el otro extremo, con menor densidad de macollos, tasas de aparición foliar, tasas de elongación foliar y tasas de senescencia foliar y mayor vida media foliar, por lo que están menos adaptados a pastoreos frecuentes (admitirían aproximadamente la mitad de la frecuencia de defoliación que los anteriores cultivares). El cultivar INIA Cetus presentó un comportamiento intermedio en las variables morfogénicas.

7. RESUMEN

La escasez de forraje durante los meses de invierno constituye uno de los problemas más serios que deben afrontar los productores de nuestra región. Esta crisis invernal es de carácter normal en la mayoría de las explotaciones y limita la producción ganadera de todo el año. Las especies forrajeras capaces de crecer en períodos de bajas temperaturas, como *Lolium multiflorum* y *Lolium hybridum*, contribuyen a mejorar la oferta invernal de forraje utilizadas tanto en cultivos puros (verdeos) o como pasto intersembrado o favorecido en pasturas y campos naturales. También pueden ser destinados a reservas forrajeras, ensilaje, henolaje y henificación. Este trabajo tuvo como objetivos el ajuste de la metodología en las estimaciones morfométricas, cuantificando las variables morfogenéticas y estructurales y los flujos de tejido foliar en cuatro cultivares de *Lolium multiflorum* (INIA Cetus, INIA Titán, Conker y Dominó) y un cultivar de *Lolium hybridum* (Maverick Gold). Se instaló el experimento en la Estación Experimental de la Facultad de Agronomía de Salto (E.E.F.A.S), la cual se encuentra sobre suelos Brunosoles éutricos de unidad Itapebí-Tres Árboles de la formación Arapey. El trabajo experimental se realizó con un diseño en bloques completos al azar con dos repeticiones en el espacio, desde julio a septiembre del 2000. Los bloques se definieron en función de la pendiente. En el marcado del área se dejaron caminos de 0.50 m entre parcelas y de 1 m entre bloques. El tamaño de cada parcela era de 5 m x 3 m. Las determinaciones morfométricas se realizaron con una frecuencia semanal durante tres meses (desde el 5 de julio al 25 de setiembre) en 16 macollos seleccionados como promedio de cada material, identificándolos con un anillo de alambre fino de diferentes colores. Al inicio del experimento, el 21 de junio, y aproximadamente en la mitad del mismo (3 de agosto) se cortó una muestra por parcela de 0.2 x 0.5 m a ras del suelo. El material se trasladó al laboratorio donde se procesaron dichas muestras separando los macollos visualmente por tamaño en tres categorías: grandes, medios y pequeños. Se contabilizó el número de macollos de cada grupo, se pesaron en una balanza gravimétrica y se colocaron en estufa de secado hasta peso constante para pesarse nuevamente. También se extrajo tres o cuatro macollos de cada categoría cortando en laboratorio a nivel de la lígula las láminas expandidas hasta alcanzar estas 2 m lineales. Se contabilizó cuántas láminas eran requeridas, se les midió su ancho máximo y se pesaron colocándose en estufa de secado a 60 ° C hasta peso constante, para pesarse nuevamente. Las medias se compararon con test de Tuckey al 5% y también se utilizó Fisher al 10%. Se utilizó el programa estadístico INFOSTAT versión libre. A partir de estas medidas se estimaron las tasas de elongación, senescencia y neta (en cm/macollo/período y en mm/°C/período) y las tasas de crecimiento por unidad de superficie. Además se determinaron las variables morfogenéticas (vida

media foliar, tasa de aparición foliar y filocrón) y las características estructurales (largo total de láminas verdes por macollo, número de hojas vivas por macollo, densidad de macollaje, peso promedio del macollo, porcentaje de macollos y ancho de lámina). Se detectaron diferencias significativas entre los cultivares para las variables tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar, filocrón, vida media foliar, largo total de lámina verde, número total de hojas por macollo, peso por macollo, porcentaje de macollos pequeños. El *Lolium multiflorum* Conker obtuvo mayor tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar y largo total de hojas verdes que el resto de los cultivares y fue el cultivar de menor filocrón, vida media foliar y número total de hojas verdes por macollo. Los *Lolium multiflorum* Dominó e INIA Titán fueron los cultivares de menor tasa de senescencia y largo total de lámina verde pero obtuvieron mayores filocrones. A su vez el *Lolium multiflorum* Dominó tuvo superior vida media foliar y peso por macollo que el resto de cultivares. El *Lolium hybridum* Maverick Gold tuvo alta tasa de senescencia, porcentaje de macollos pequeños, y una tendencia de ser el cultivar de mayor densidad de macollos. La tasa de crecimiento foliar neto por hectárea fue mayor para Dominó en el primer período, y en el segundo y tercer período INIA Cetus fue el cultivar que presentó los valores mayores.

Palabras clave: Morfogénesis; Flujo de tejido; *Lolium multiflorum*; *Lolium hybridum*.

8. SUMMARY

The shortage of forage for the winter months is one of the most serious problems which confront farmers in our region. This crisis is of normal character winter in most farms and limited livestock production throughout the year. Forage species can grow in periods of low temperature as *Lolium multiflorum* and *Lolium hybridum* help to improve winter forage supply used in both pure crop or interseeded or favored grass pastures and natural areas. They can also be placed in reserve forage, silage, haylage and hay. This work had as objectives adjust the estimates morphometric methodology, quantifying morphogenetic and structural variables and leaf tissue flows in four cultivars of *Lolium multiflorum* (INIA Cetus, INIA Titán, Conker and Dominó) and one cultivar of *Lolium hybridum* (Maverick Gold). Experiment was installed at the Experimental Station of the Faculty of Agronomy of Salto (E. E. F. A. S), which is located on Brunosoles éutricos soils of Itapebí-Tres Árboles unit of the Arapey formation. The experimental work was realized by a design in complete blocks at random by two repetitions in the space, from July to September, 2000. The blocks were defined depending on the slope. In the marked one with the area there were left ways of 0.50 m between plots and of 1 m between blocks. The size of every plot was 5 m x 3 m. The morphometric determinations were realized by a weekly frequency for three months (from July 5 to 25 of September) in 16 selected tillers as average of every material, identifying them with a ring of thin wire of different colors. At the beginning of the experiment, June 21, and approximately in the half of it (August 3) a sample cut for plot of 0.2 x 0.5 m to evenness of the soil. The material was transferred to the laboratory where the samples were processed by separating the tillers visually for size in three categories: large, medium and small. By counting the number of tillers of each group, were weighed in a gravimetric balance and placed in drying oven up to constant weight to be weighed again. Also were extracted three or four cutting tillers of each category in the laboratory to level of the ligule at blade expanded until these reaching 2 linear m. There were counted how many blades were needed, the maximum width were measured and they were weighed and placed in drying oven at 60°C until constant weight, to be weighed again. The averages were compared with Tuckey's test to 5 % and also Fisher was in use to 10 %. There was in use the statistical program INFOSTAT free version. From half-full these there were estimated the rates of elongation, ageing and clear (in cm/tiller/period and in mm/°C/period) and the rates of growth for surface unit. In addition the morphogenetic variables were determined (mean leaf lifespan, leaf appearance rate and phyllochron) and the structural characteristics (total length of green blades per tiller, number of live leaves per tiller, tillering density, average tiller weight, percentage of tillers and width of blade). Significant differences among cultivars for the variables leaf elongation rate, leaf

senescence rate, phyllochron, lifetime, leaf green blade total length, total number of leaves per tiller, tiller weight, percentage of small tillers. The *Lolium multiflorum* Conker obtained higher leaf elongation rate, leaf senescence rate and total length of green leaves than other cultivars and it was smaller cultivar of phyllochron, lifespan, number of total green leaves per tiller. The *Lolium multiflorum* Dominó and INIA Titán were the cultivars of minor rate of senescence and total length of green blade but they obtained major phyllochrons. In turn *Lolium multiflorum* Dominó had superior lifespan and the weigh per tiller that the rest of cultivars. The *Lolium hybridum* Maverick Gold had high rate of senescence, percentage of small tillers, and a trend to be the most density tillers of the cultivars. The net leaf growth rate per hectare was higher for Dominó in the first period, and for second and the third period was the cultivar INIA Cetus presented higher values.

Key words: Morphogenesis; Tissue flow; *Lolium multiflorum*; *Lolium hybridum*.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. AGNUSDEI, M.G.; COLABELLI, M.; MAZZANTI, A. 1996. Morfogénesis de especies nativas y naturalizadas de la pampa deprimida (Argentina). *Revista Argentina de Producción Animal*. 16 (sup.1): 88.
2. _____; ASSUERO, S.G. 2004. Leaf tissue flows under grazing and sward structure of different temperate forage grasses in the humid pampas of Argentina. *In*: International Symposium on Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology (2°, 2004, Curitiba). Proceedings. s.n.t. 1 disco compacto.
3. ALMEIDA, M.L. de; MUNDSTOCK, C.M. 2001. A qualidade de luz afeta o afilhamento em plantas de trigo, quando cultivadas sob competição. *Ciência Rural*. 31: 401-408.
4. ALTAMIRANO, A.; SILVA, H. da. 1979. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay; descripción de las Unidades de Suelos. Montevideo, Ministerio de Agricultura y Pesca. Dirección de Suelos y Fertilizantes. 198 p.
5. BAHMANI, I.; HAZARD, L.; VARLET – GRANCHER, C.; BETIN, M.; LEMAIRE, G.; MATTHEW, C.; THOM, E.R. 2000. Differences in tillering of long and short leaved perennial ryegrass genotypes under full light and shade treatments. *Crop Science*. 40: 1095-1102.
6. BELANGER, G.; GASTAL, F.; WAREMBOURG, F.R. 1992a. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on carbon partitioning in a sward of Tall Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Annals of Botany*. 70: 239- 244.
7. _____; _____; LEMAIRE, G. 1992b. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of Nitrogen. *Crop Science*. 32: 1371-1376.
8. _____; _____; WAREMBOURG, F.R. 1994. Carbon balance of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.); effects of nitrogen fertilization and the growing season. *Annals of Botany*. 74: 653-659.

9. BERONE, G.D.; AGNUSDEI, M.; COLABELLI, M.; BERTOLOTTI, N. 2005. Frecuencias de defoliación otoñal en función de la vida media foliar de un cultivar de *Lolium perenne* y uno de *Bromus stamineus*. Revista Argentina de Producción Animal. 20 (sup.1): 90-95.

10. _____.; LATTANZI, F.A.; COLABELLI, M.R.; AGNUSDEI, M. 2007. Análisis del crecimiento por macollo en dos cultivares de *Bromus stamineus* y dos de *Lolium perenne*. Revista Argentina de Producción Animal. 27 (sup.1): 203-204.

11. BOGGIANO, P. 2000. Dinámica de produção primaria da pastagem nativa em área de fertilidade corrigida sob efeito de adubação nitrogenada e asignación de forragem. Tese Doutorado. Porto Alegre, RS, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 191 p.

12. BOSSI, J.; FERRANDO, L. A.; FERNANDEZ, A. N.; ELIZALDE, G.; MORALES, H.; LEDESMA, J. J.; CARBALLO, E.; MEDINA, E.; FORD, I.; MONTAÑA, J. R. 1975. Carta geológica del Uruguay. Montevideo, Ministerio de Ganadería y Pesca. Dirección de Suelos y Fertilizantes. 32 p.

13. BULTYNCK, L.; TER STEEGE, M.W.; SCHORTEMAYER, M.; POOT, P.; LAMBERS, H. 2004. From individual leaf elongation to whole shoot leaf area expansion; a comparison of three *Aegilops* and two *Triticum Sp.* Annals of Botany. 94: 88-99.

14. CARÁMBULA, M. 1977. Producción y manejo de pasturas sembradas. Montevideo, Hemisferio Sur. 464 p.

15. _____. 2002. Pasturas y forrajes; potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Hemisferio Sur. 357 p.

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

17. _____.; SANCHEZ, R.A.; DEREGIBUS, V.A. 1987. Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far red

ratio typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany*. 38: 1432–1439.

18. 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. *SAGPyA. Boletín Técnico*. no. 148: 1-14.
19. CRUZ, P.; BOVAL, M. 2000. Effect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. *In: International Grassland Ecophysiology and Ecology Symposium (8th., 2000, Pitre). Proceedings*. Wallingford, s.e. pp. 134 - 150.
20. CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. *In: Grassland Congress (12th., 1993, New Zealand). Grasslands for our world*. Wellington, SIR. pp. 95-104.
21. DA CUNHA FRANÇA, F.; ALVES SOARES, A.; GOMES PEREIRA, O.; MOREIRA LAMBERTUCCI, D.; DE SOUZA ABREU, F.V. 2007. Características morfogênicas e perfolhamento do *Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia irrigado. *Ciência Agrotecnica*. 31(sup 3): 1-13.
22. DAVIES, A. 1971. Changes in growth rate and morphology of perennial ryegrass swards at high and low nitrogen levels. *Journal Agriculture Science*. 77: 123-134.
23. _____ . 1977. Structure of the grass sward. *In: Meeting on Annual Production from Temperate Grassland (29th., 1977, Dublin). Proceedings*. Dublin, Gilsenan. pp. 36-44.
24. DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A.; CASAL, J.J.; TRLICA, M.J. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology*. 22: 199-206.
25. DURÁN, A. 1991. Los suelos del Uruguay. Montevideo, Hemisferio Sur. 398 p.
26. DURAND, J.L.; SCHÄUFELE, R.; GASTAL, G. 1999. Grass leaf elongation rate as a function of developmental stage and

temperature; morphological analysis and modelling. *Annals of Botany*. 83: 577-588.

27. DURU, M.; DUCROCQ, H. 2000. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Annals of Botany*. 85: 635-643.
28. FERRI, C.M.; BRIZUELA, M.; CID, S.; STRITZLER, N. 2006. Dinámica de acumulación de láminas foliares y estructura del forraje diferido de *Panicum coloratum* L. *Agricultura Técnica*. 66: 376-384.
29. _____; STRITZLER, 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 (sup. 3): 193-200.
30. FOURNIER, C.; DURAND, J. L.; LJUTOVAC, S.; SCHÄUFELE, R.; GASTAL, F.; ANDRIEU, B. 2005. A functional–structural model of elongation of the grass leaf and its relationships with the phyllochron. *New Phytologist*. 166 (sup.3): 881–894.
31. FRANK, A.B.; BAUER, A. 1995. Phyllochron differences in wheat, barley, and forage grasses. *Crop Science*. 35: 19-23.
32. GAO, Y.; WILMAN, D. 1994. Leaf development in eight related grasses. *Journal of Agricultural Science*. 123: 41-46.
33. GARCÍA, S. C.; MAZZANTI, A. 1993. Fertilización nitrogenada en raigrás anual cv. “Grassland Tama”. In: *Jornadas de Producción de Carne y Leche* (49as., 1993, Tandil). *Memorias*. Tandil, CREA. Zona Mar y Sierras. pp. 1-9.
34. GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 1988. Study of tall fescue sward grown under nitrogen deficiency conditions. In: *General Meeting of the European Grassland Federation* (12th., 1988, Dublin, Ireland). *Proceedings*. s.l., Wicklow. pp. 323-327.
35. _____; BELANGER, G.; LEMAIRE, G. 1992. A Model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany*. 70: 437-442.

36. _____.; _____. 1993. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on photosynthesis of field – grow tall fescue (*Festuca arundinacea* Scrb). *Annals of Botany*. 72: 401-408.
37. GAUTIER, H.; VARLET GRANCHER, C. 1996. Regulation of leaf growth of grass by blue light. *Physiology Plant*. 98: 424-430.
38. _____.; _____.; HAZARD, L. 1999. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany*. 83: 423-429.
39. GILLET, M.; LEMAIRE, G.; GOSSE, G. 1981. Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères. *Agronomie*. 4 (sup.1): 75-82.
40. HAZARD, L. 1996. La plasticité pour une meilleure souplesse d'utilisation des graminées fourragères. *Fourrages*. 147: 293-302.
41. HUME, D.E. 1990. Leaf and tiller production of prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth) and two ryegrass (*Lolium* sp.). *Grass and Forage Science*. 45 (sup.4): 403–411.
42. IURATO, A.; RODRÍGUEZ, M.P. 2002. Evaluación morfogénica de seis genotipos de gramíneas forrajeras invernales bajo dos niveles de nitrógeno. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 106 p.
43. JAME, Y.W.; CUTFORTH, H.W.; RITCHIE, J.T. 1998. Temperature response function for leaf appearance rate in wheat and corn. *Journal of Plant Science*. 79: 1-10.
44. KIRBY, E.J.M. 1995. Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. *Crop Science*. 35: 11-19.
45. LABREVEUX, M.E.; AGNUSDEI, M.; COLABELLI, M.R. 1998. Dinámica del recambio de hojas de tres gramíneas forrajeras de la Pampa Húmeda Argentina. *Revista Argentina Producción Animal*. 18 (Sup.1): 120-121.
46. LATTANZI, F.; MARINO, M. A.; MAZZANTI, A. 1996. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la morfogénesis de Raigrás anual

cv. grasslands Tama. Revista Argentina de Producción Animal. 16 (sup.1): 240-241.

47. _____.; _____.; _____. 1997. Fertilizer Nitrogen and Morphogenetic responses in *Avena sativa* and *Lolium multiflorum*. In: International Grassland Congress (18th., Calgary, Alberta, 1997). Plant physiology and growth. Alberta, s.e. pp. 3-7.
48. LEMAIRE, G.; VARLET – GRANCHER, G.; GASTAL, F., DURAND, J.L. 1987. Ecophysiological approach to plant growth. Consequences for breeding strategies for forage species in contrasting conditions and different managements. Lusignan, Station d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères. 118 p.
49. _____.; CHAPMAN, D.F. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: Illius, J. ed. The ecology and management of grazing systems. Wallingford, UK, Centre for Agriculture and Biosciences International. pp. 3-36.
50. _____. 1999. Les flux de tissus foliaires au sein des peuplements prairiaux. Eléments pour une conduite raisonnée du pâturage. Fourrages. 159: 203-222.
51. _____.; AGNUSDEI, M. 2000. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: Lemaire, G.; Hodson, J.; Moraes, A.; Nabinger, C.; Carvalho, F. eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford, UK, Centre for Agriculture and Biosciences International. pp. 265-288.
52. _____. 2001. Ecophysiology of grassland; dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. In: Grassland Congress (19th., 2001, Sao Paulo). Planejamento de sistemas de produção em pastagens. Piracicaba, Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz. pp. 29-38.
53. MARINO, M.A.; ECHEVERRIA, H.E.; ANDRADE, F. 1996. Fertilización nitrogenada de cultivos forrajeros invernales. Eficiencia en el uso de la radiación. Revista Argentina de Producción Animal. 16 (sup.1): 249.
54. MATTHEW, C.; LEMAIRE, G.; SACKVILLE HALMITON, N.R.; HERNÁNDEZ-GARAY, A. 1995. A modified self-thinning equation

to describe size/density relationships for defoliated swards. *Annals of Botany*. 76: 579-587.

55. _____.; ASSUERO, C.G.; BLACK, C.K.; SACKVILLE HAMILTON, N.R. 2000. Tiller dynamics of grazed swards. *In*: Lemaire, G.; Hodson, J.; Moraes, A.; Nabinger, C.; Carvalho, F. eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Wallingford, UK, Centre for Agriculture and Biosciences International. pp. 127-147.
56. MAZZANTI, A.; LEMAIRE, G. 1994a. Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue sward continuously grazed by sheep. Consumption and efficiency of herbage utilization. *Grass and Forage Science*. 49: 352-359.
57. _____.; _____.; GASTAL, F. 1994b. The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. Herbage growth dynamics. *Grass and Forage Science*. 49: 111-120.
58. _____.; MARINO, M.A.; LATTANZI, F.; ECHEVERRÍA, H.A.; ANDRADE, F. 1997. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento y la calidad del forraje de avena y raigrás anual en el sudeste bonaerense. *SAGPyA. Boletín Técnico*. no. 143: 1-26.
59. NELSON, C.J. 2000. Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs tillering. *In*: Lemaire, G.; Hodson, J.; Moraes, A.; Nabinger, C.; Carvalho, F. eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Wallingford, UK, Centre for Agriculture and Biosciences International. pp. 101-126.
60. PEACOCK, J.M. 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium Perenne*. Factors affecting seasonal differences. *Journal of Applied Ecology*. 12: 685-697.
61. PEIRANO, M.E.; RODRÍGUEZ, A.D. 2004. Evaluación de la fertilización nitrogenada de campo natural bajo pastoreo de vacunos en el período otoño-invernal. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 122 p.
62. RICKMAN, R. W.; KLEPPER, B. L. 1995. The phyllochron; where we go in the future?. *Crop Science*. 35: 44-49.

63. RODRIGUEZ PALMA, R. 1998. Fertilización nitrogenada en pastizal de la Pampa Deprimida; crecimiento y utilización de forraje bajo pastoreo vacuno. Tesis M. Sc. Balcarce, Argentina. Universidad de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Agrarias. 135 p.
64. SALDANHA, S.; BOGGIANO, P.; CADENAZZI, M. 2010. Intensidad del pastoreo sobre la estructura de una pastura de *Lolium perenne* cv Horizon. *Agrociencia*. 14 (sup.1): 44 – 54.
65. SANTOS, P.; BALSALOBRE, M.A.; CORSI, M. 2004. Características morfogénicas e taxa de acúmulo de forragem do Capim-Mombaça. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 28: 244-249.
66. SAROFF, C.; PAGLIARICCI, H.; FERREIRA, V. 2003. Efecto de la defoliación sobre la dinámica del crecimiento de triticale. *Agricultura Técnica*. 63 (sup.3): 266-276.
67. SCHNYDER, H.; SCHÄUFELE, R. ; de VISSER, R. ; NELSON, C.J. 2000. An integrated view of C and N uses in leaf growth zones of defoliated grasses. In: Lemaire, G., Hodson, J., Moraes, A., Nabinger, C. and Carvalho, F. eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Wallingford, UK, Centre for Agriculture and Biosciences International. pp. 40-57.
68. SKINNER, R. H.; NELSON, C.J. 1994. Crop physiology and metabolism. Role of leaf appearance rate and the coleoptile tiller in regulating tiller production. *Crop Science*. 34: 71-75.
69. _____; _____. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Science*. 35: 4-10.
70. THOMAS, H. 1983. Analysis of the nitrogen response of leaf extension in *Lolium temulentum* seedlings. *Annals of Botany*. 51: 363-371.
71. VALLADARES, F.; ARANDA, I.; SÁNCHEZ – GÓMEZ, D. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. Madrid, Ministerio de Medio Ambiente. 369 p.
72. 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- 3.

73. WILMAN, D.; WRIGHT, P.T. 1983. Some effects of applied nitrogen on the growth and chemical composition of temperate grasses. *Herbage Abstracts*. 53 (sup.8): 387-393.

10. ANEXOS

ANEXO No. 1. COMPARACIÓN DE FILOCRONES 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, 1994 Labreveux, 1998	T: 14.5°C T: 8.7 a 14°C. PLA
<i>Hordeum stenostachys</i>	200 179 185	Rodriguez Palma, 1998 Agnusdei et al., 1997 Labreveux, 1998	T: 14.5°C, pc T: 5.5 - 17°C T: 8.7 a 14°C. PLA
<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 Wilman 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, 1980 Labreveux, 1998	T: 8.4°C. PLA
<i>Falaris aquatica</i>	161	Labreveux, 1998	T: 8.7° a 14°C. PLA
<i>Poa lanigera</i>	185	Labreveux, 1998	T: 8.7° a 14°C. PLA

T: temperatura promedio del periodo, PLA: planta asilada,
N: nivel de fertilización nitrogenada, pc: pastoreo continuo

Fuente: Colabelli et al. (1998)

ANEXO No. 2. PERFIL DE BRUNOSOL EUTRICO TÍPICO

Horizonte	Espesor cm	Colores	Textura	Estructura	pH	M.O %	CIC mq/100g	V %
A	10/25	Pardo muy oscuro/Negro	FAcL	Bs m f	5.7/6.3	11.0/8.0	35/32	80/85
Bt	15/60	Negro/ pardo muy oscuro	AcL/Ac	Ba/Bs m f	6.5/7.5	4.0/2.0	54/55	95/100
Cca		Pardo	FAcL		8.0/8.4		30/40	100

Fuente: Altamirano et al. (1979)

**ANEXO No. 3. ANÁLISIS FÍSICOS Y QUÍMICOS DE PERFILES
REPRESENTATIVOS DE BRUNOSOLES EÚTRICOS
DE FORMACIÓN ARAPEY**

Material generador/ Unidad de mapeo	Horizonte	Espesor (cm)	Arena (2-0.05 um) %	Limo (50-2 um) %	Arcilla (<2um) %	Ph (en agua)	M.O. %	Ca me/100g de suelo	Mg me/100g de suelo	K me/100g de suelo	Na me/100g de suelo	CIC	Saturación de bases (%)
Formación Arapey/ltapebí Tres Arboles	A1	0-19	13.1	46.3	40.6	6.2	6.9	22.4	6.3	0.8	0.8	35.8	85
	<u>Et</u>	19-51	7.4	27.4	65.2	6.8	3.1	39.3	11.7	1.5	1.4	56.3	96
	<u>Et</u>	51-70	7.1	28.4	64.5	7.5	1.7	39.3	10.6	1.8	1.5	53.2	100
	<u>CCa</u>	78-92	10.8	28.1	61.1	7.8	1.0	35.1	11.6	0.8	1.4	48.9	100
	R	92+											

Fuente: Altamirano et al. (1979)

ANEXO No. 4. Temperaturas medias mensuales acumuladas ocurridas en los meses de julio, agosto y septiembre del 2000 (período experimental) tomados en el parque agrometeorológico de la E.E.F.A.S junto a los datos promedios de la serie histórica (1961-1990)

