

**ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE DOS FORRAJERAS
ESTIVALES DE LOS PASTIZALES DE LA DEPRESIÓN DEL SALADO
(*Paspalum dilatatum* Poir. y *Bothriochloa laguroides* D.C.)**

V. A. Deregibus, Ursula Doll, Evangelina D'Angela, Alicia Kröpfl y Adela Fraschina (1)

Recibido: 4/3/82

Aceptado: 13/4/82

RESUMEN

Dos forrajeras nativas de los pastizales de la Depresión del Salado fueron sometidas a campo y en invernáculo a distintos tratamientos de defoliación y sombreado. Se analizó el efecto de los tratamientos sobre la aparición, floración y muerte de macollos, nivel de reservas y crecimiento radical. En las plantas del ensayo a campo se observó un aumento en el ritmo de macollaje como consecuencia de la defoliación. Los niveles de reservas y la aparición de raíces por planta no fueron afectados por los tratamientos. Diferente fue el resultado de las plantas tratadas en el invernáculo donde se observó un efecto detrimental de la defoliación sobre la aparición de macollos y biomasa radical. El ensayo a campo permitió tener una visión más integral de la respuesta de las plantas al medio analizándose diversas hipótesis.

**ECOPHYSIOLOGICAL STUDIES OF TWO SUMMER GRASSES OF
THE SALADO RIVER BASIN GRASSLANDS (*Paspalum dilatatum* Poir.
AND *Bothriochloa laguroides* D.C.)**

SUMMARY

Two native grasses of the Salado River Basin grasslands were clipped and shaded in the field and in the controlled environment of the greenhouse. Tiller appearance, flowering and death, reserve levels and root growth were studied. In the field experiment a higher tillering rate was observed in the defoliated plants. Different was the result in the greenhouse grown plants, where defoliation affected tiller appearance and root growth. The field experiment gave a holistic view of the response of plants in their environment and permitted the analysis of several hypothesis.

(1) Cátedra de Fisiología Vegetal y Fitogeografía, Departamento de Ecología, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Av. San Martín 4453, (1417) Buenos Aires, Argentina.

INTRODUCCION

La mayor parte de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires) está ocupada por pastizales naturales que son utilizados para la cría del ganado vacuno. Estos están sometidos a sequías e inundaciones periódicas determinantes de situaciones de estrés que, conjuntamente con el pastoreo continuo y altamente selectivo, han provocado alteraciones en su estructura y funcionamiento (Deregibus y Soriano, 1981).

Por diversas razones económicas y sociales se impone la necesidad de aumentar la productividad de los agroecosistemas evitando el deterioro de estos recursos naturales. Primariamente se ha intentado el reemplazo de los pastizales nativos por pasturas implantadas cuyos éxitos y fracasos motivaron un resurgimiento del interés en aumentar los conocimientos del ecosistema (Deregibus y Cauhépe, 1981).

En los estudios realizados por Sala *et al.* (1978) y por Lemcoff *et al.* (inédito) en un pastizal de la Depresión del Salado, se destacaron dos forrajeras de ciclo estivo-otoñal (*Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa lagroides*) por sus altas tasas de productividad relativa. Debido a esta característica se postula que mediante el aumento en la densidad de estas especies forrajeras altamente preferidas por el ganado vacuno (Lemcoff *et al.*, 1978; Cauhépe y Fernández Grecco, 1981, Cauhépe, comunicación personal), se podría lograr un incremento en la productividad del pastizal.

Como primer paso para alcanzar la meta propuesta, surge la necesidad de conocer el funcionamiento ecofisiológico de dichas especies. Por ser la defoliación por parte del ganado el destino final de la producción del pastizal y constituir una acción que modifica la estructura y el funcionamiento del mismo, muchos autores se abocaron al estudio de las influencias que ella ejerce sobre diversas forrajeras. Como consecuencia del corte se re-

duce la cantidad de tejido fotosintéticamente activo y por lo tanto el sustrato energético, afectando de esa manera el rebrote de las plantas, su ritmo de macollaje, el crecimiento de sus raíces, la acumulación de sustancias de reserva y el cumplimiento de las distintas etapas fenológicas. Ya que la frecuencia y altura del corte son complementarias en sus efectos sobre el balance energético de las plantas forrajeras (Youngner, 1972), distintos sistemas de corte han sido utilizados para modificar dicho balance en las numerosas experiencias llevadas a cabo en todo el mundo. En algunas de ellas se ha demostrado el efecto perjudicial que tiene la defoliación sobre la aparición de macollos (Langer, 1963; Youngner, 1972 y Kigel, 1980), el crecimiento de las raíces (Cridler, 1955; Troughton, 1957 y Evans 1971, 1972 y 1973), la biomasa radical (Gernert, 1936; Thaine, 1954; Jameson y Huss, 1959; Dwyer *et al.*, 1963 y Beaty *et al.*, 1970) y la acumulación de reservas orgánicas (Graber, 1931; Weinmann, 1948; May, 1960; Jameson, 1963; Cook, 1966; Youngner, 1972; White, 1973 y Trlica, 1977). Similares características fueron halladas al estudiarse los efectos de la presión de pastoreo sobre la biomasa radical del pastizal (Weaver 1958; Schuster, 1964; Alippe y Brinnand, 1976) habiéndose observado que a mayor presión de pastoreo disminuía el peso y el crecimiento lateral y vertical de las raíces.

La mayoría de las experiencias comentadas se realizaron en condiciones controladas generando dudas sus posibilidades de extrapolación a situaciones de campo. Por ello resulta de interés estudiar el comportamiento ante la defoliación y el sombreado de estas dos especies forrajeras nativas, tanto en el pastizal de origen, como en condiciones controladas en el invernáculo.

MATERIALES Y METODOS

En un pastizal de la Comunidad B₃

(León, 1975) cuatro áreas próximas entre sí fueron clausuradas al pastoreo de grandes herbívoros durante el verano de 1979. Dentro de ellas fueron seleccionadas 192 plantas de *Paspalum dilatatum* y otras tantas de *Bothriochloa laguroides* identificándolas según el tratamiento a recibir con estacas numeradas colocadas a un costado. Las plantas elegidas fueron sometidas a cuatro tratamientos distintos: corte frecuente (cada dos semanas), corte poco frecuente (cada cuatro semanas), corte poco frecuente previo sombreado durante 72 horas y testigo (sin corte). El sombreado al que se sometían las plantas se lograba mediante conos totalmente opacos de 40 cm de altura y 40 cm de diámetro en la base, contruídos con el material asfáltico y pintados de blanco en el exterior. En diversas oportunidades se colocaron termómetros de máxima y mínima bajo los conos pudiéndose comprobar que la temperatura en el interior de los mismos era similar a la temperatura ambiente. Los cortes iniciados en la primavera de 1979, se realizaban con tijeras de jardín procurando defoliar totalmente las plantas incluso los macollos laterales que presentaban una disposición casi horizontal, cortándose también a ras las plantas vecinas en un radio de 20 cm en derredor del eje de las plantas tratadas. La frecuencia de corte debió espaciarse a tres y seis semanas (según los tratamientos) durante los meses de verano como consecuencia de la sequía y debieron interrumpirse en Abril de 1980 por la inundación.

Con la finalidad de observar la dinámica del macollaje en estas especies se anillaban los macollos con arandelas plásticas de distintos colores (un color por época de anillado) utilizando una técnica similar a Hill y Watkin (1975). En otoño e invierno de 1979 se realizaron recuentos de macollos y luego de iniciado los tratamientos, cada vez que las plantas eran sometidas a cortes pocos frecuentes. Durante cada observación se clasificaban los macollos aparecidos en el lapso como vegetativos o florales, registrándose la floración o mortandad en aquellos macollos anillados previamente. De esa manera se obtenía

mensualmente la historia de los macollos según su época de aparición.

En los mismos momentos en que se realizaban los cortes poco frecuentes se cosechaban plantas de ambas especies seleccionadas al azar (una por tratamientos y por clausura) procurando extraerlas con un pan de tierra lo más grande posible y hasta unos 20 cm de profundidad. Estas plantas que serían destinadas al análisis de sus reservas y a la observación de sus raíces eran recolectadas luego del mediodía y transportadas inmediatamente al laboratorio donde se las colocaba en congeladoras hasta su procesamiento. El lavado de los panes de tierra se realizó a mano, invirtiéndolos bajo una lluvia a presión procurando obtener la cabellera de raíces principales de cada planta seleccionada. Se separaron las raíces de la corona y rizomas y se clasificaron por su color y morfología como raíces nuevas (blanquecinas o hialinas), viejas (marrones) y muertas (negras y friables). Este último compartimiento solo se determinó en plantas de *Paspalum dilatatum* pues fue prácticamente imposible separarlas de las raíces viejas en las plantas de *Bothriochloa laguroides*. Las raíces clasificadas junto con las coronas y cortos rizomas de las plantas eran llevadas en estufa a 70°C hasta peso constante, para luego registrar su peso seco.

Las partes vivas de cada compartimiento se molían en un molinillo tipo Wiley hasta que pasasen por un tamiz malla 40, material que se utilizó para cuantificar hidratos de carbono de reserva extrayéndolos conforme los procedimientos de Smith *et al.* (1964). La concentración del total de hidratos de carbono no estructurales fue determinada sobre la base de su equivalente glucosa utilizando el método iodométrico de Shaffer-Somoyi como fuera descrito por Heinz y Murneek (1940) con modificaciones en los reactivos que aparecen en la Asociación Oficial de Químicos de Agricultura de U.S.A. (1965).

Por haber sufrido un desperfecto una de las congeladoras donde se guardaba el material correspondiente a la cosecha de diciembre, el mismo no se consideró apto para determi-

nar el nivel de hidratos de carbono no estructurales en los distintos compartimientos.

Ante la imposibilidad de continuar con el ensayo a campo por estar toda el área inundada, durante la primavera de 1980 se repitió el ensayo en un invernáculo en la Facultad de Agronomía de Buenos Aires. A partir de plantas de ambas especies que vegetaban en el parque de la institución se separaron macollos que colocados a razón de uno por maceta permitieron obtener 48 individuos por especie que luego de un período de arraigamiento fueron cortados al iniciarse los tratamientos. La tierra de las macetas fue preparada mezclando 1/2 arena y 1/2 tierra y las plantas fueron sometidas a riegos periódicos y se fertilizaron semanalmente (un fertilizante comercial de composición N-P-K: 15-15-15 y concentración 10 gramos por litro) a razón de 50 cm³ por maceta. Al comienzo del ciclo se suplementó la luz natural con tres lámparas Philips HPLRN de 400 W durante 12 horas diarias. En las plantas tratadas se registró la aparición de macollos y su estado fenológico, cosechándose las mismas al final de la experiencia (cuatro meses para *Paspalum dilatatum* y 6 meses para *Bothriochloa laguroides*) para determinar su biomasa aérea y subterránea.

El análisis estadístico de los datos de macollaje se realizó utilizando la técnica de análisis de covarianza luego de comprobar la no existencia de diferencias significativas entre bloques. Otros datos fueron analizados mediante el análisis de varianzas. Los porcentajes fueron previamente transformados para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianzas (Lison, 1976; Greig-Smith, 1964). Una vez comprobada la significancia de las diferencias observadas se compararon los promedios mediante el test de Tuckey (Sokal y Rohlf, 1969). El ajuste de curvas de distintos tratamientos se realizó por computadora (Monroe 1830 y Programa de la Cátedra de Administración Rural, F.A.U.B.A.), analizándose también los datos para hallar los coeficientes de correlación entre los distintos resultados hallados (Bancroft, 1960).

Resta hacer sólo algunos comentarios

sobre las características morfológicas y el síndrome fotosintético de las especies cultivadas. *Paspalum dilatatum* es una gramínea panicoida de hábito cespitoso que da grandes macollos de cuatro o más hojas desarrolladas cuando no es cortada o gran cantidad de pequeños macollos de tres o cuatro hojas cuando se la corta frecuentemente. Moss (1962) y Downton y Treguna (1968) determinaron que su síndrome fotosintético es del tipo C₄ basándose en los primeros productos de carboxilación y en el bajo punto de compensación de CO₂ respectivamente. Esta forrajera nativa de la región templada húmeda de América del Sur ha sido distribuida por diversas regiones del mundo donde fue seleccionada e incorporada en mezclas forrajeras cultivadas. Lamentablemente en nuestro país no se le ha brindado aún la importancia que merece por sus cualidades forrajeras.

Bothriochloa laguroides en cambio es una especie nativa de los pastizales pampeanos poco valorada como forrajera aunque, como ya comentamos, tiene una alta tasa de crecimiento relativo y es muy preferida por los animales. El ambiente del pastizal donde se desarrollaron las experiencias parece ser muy frío para ella, pues vegeta más tardíamente que *Paspalum dilatatum*, florece en pleno verano y presenta un período de neta dormición invernal (León y Bertiller, 1982). Es brevemente rastrera formando matitas subcespitosas (Burkart, 1969) y sus macollos son consecuencia de cortos rizomas (1-7 cm longitud) formados por un número variable (4-10) de entrenudos cortos al final de los cuales emergen las hojas. Cuando florece, sus tallos floríferos constan de varios entrenudos largos (2-3) pudiéndose observar la aparición de macollos intravaginales en ellos (Ver diagrama en figura 1). Por las características anatómicas de sus hojas, donde se observa la vaina parenquimática y el mesófilo radiado, por la concentración de gránulos de almidón en la primera (Ver figura 2) y por pertenecer a la subfamilia de las panicoides (Downton y Treguna, 1968) se considera que esta especie también posee el síndrome fotosintético C₄.



Figura 1: Diagrama esquemático de *Bothriochloa laguroides*. Los aros representan los tipos de macollos considerados, intravaginales en las cañas floríferas y extravaginales en los extremos de cortos rizomas.

RESULTADOS

Sistema aéreo

En el ensayo a campo el número de macollos acumulados en el período durante el cual fueron aplicados los tratamientos, resultó significativamente mayor en las plantas tratadas de *Paspalum dilatatum* (Figura 3). Similar tendencia se observó en el caso de las plantas de *Bothriochloa laguroides* aunque no se registraron diferencias significativas. La aparición relativa de macollos (número de macollos aparecidos por número de macollos existentes) manifestó una definida periodicidad de ambas especies (Figura 4) notándose una alta actividad de macollaje durante los meses de primavera que disminuye notablemente en verano. Las diferencias más manifiestas entre tratamientos fueron observadas

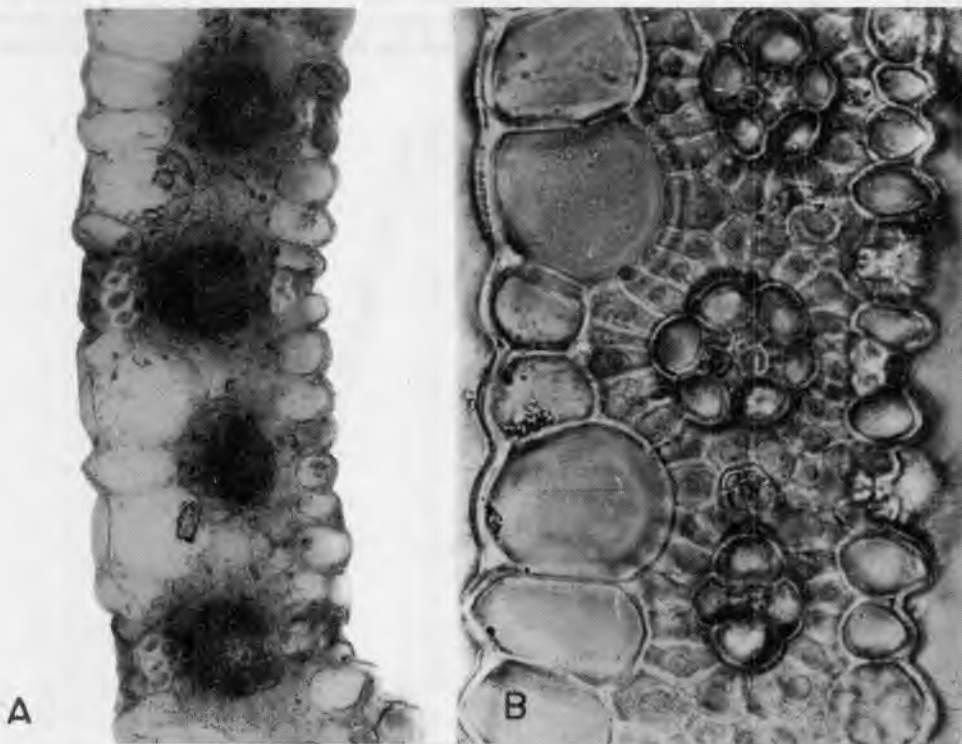


Figura 2: Anatomía foliar de *Bothriochloa laguroides*. Luego de decolorado el corte histológico, se tiñó con lugol, observándose concentración de almidón en la vaina parenquimática (A). En B, teñido con zafranina, se observa la disposición radiada de las células del parénquima foliar.

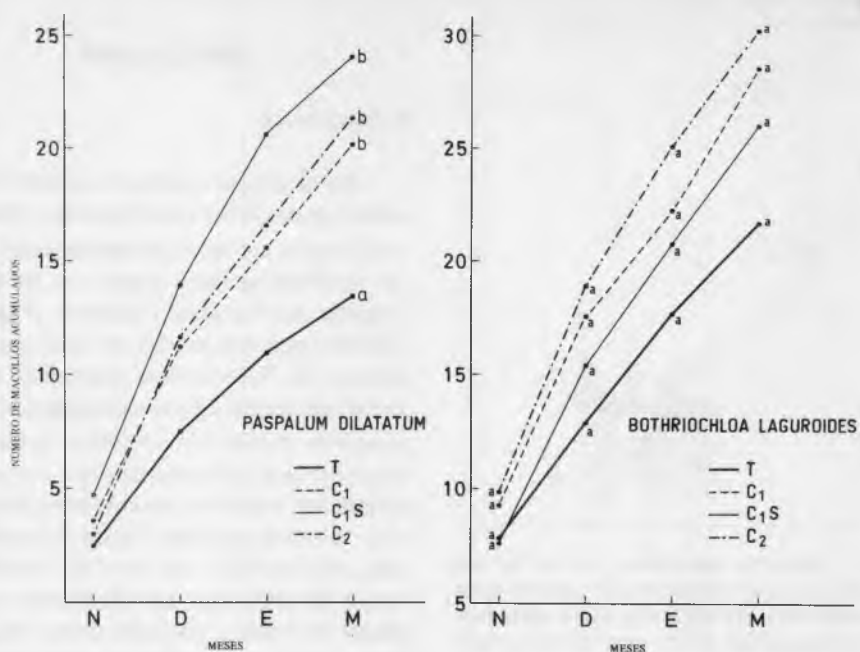


Figura 3: Evolución del macollaje en plantas de *Paspalum dilatatum* y de *Bothriochloa laguroides*, que recibieron, a campo, los siguientes tratamientos: T: sin cortes; C1: cortes poco frecuentes; C1S: cortes poco frecuentes previo sombreado; C2: cortes frecuentes. Las diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) entre tratamientos se indican con distintas letras.

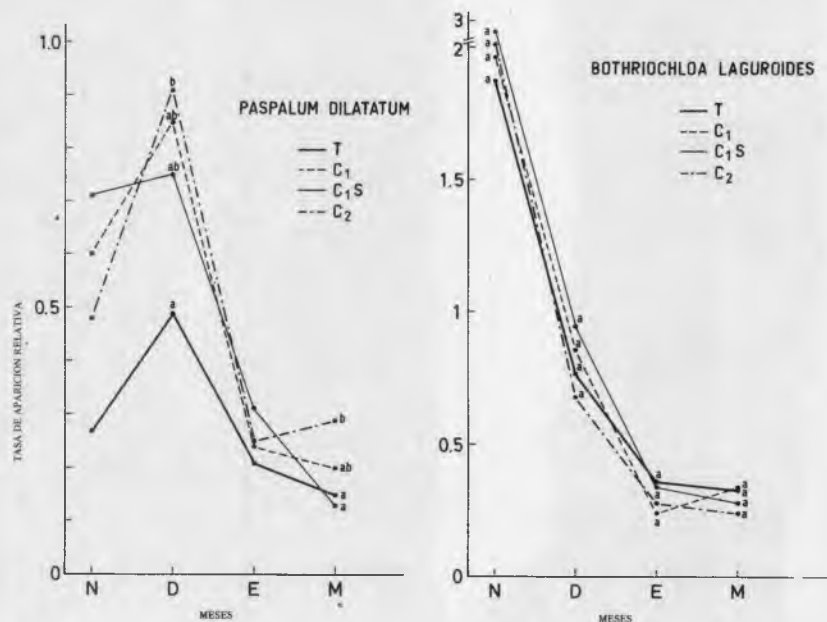


Figura 4: Tasa de aparición relativa de macollos en plantas de *Paspalum dilatatum* y de *Bothriochloa laguroides* que recibieron, a campo, los mismos tratamientos detallados en las referencias de la Figura 3. En ordenadas se ubican los valores resultantes del cociente entre el número de macollos aparecidos en el mes y el número de macollos existentes en el mes anterior.

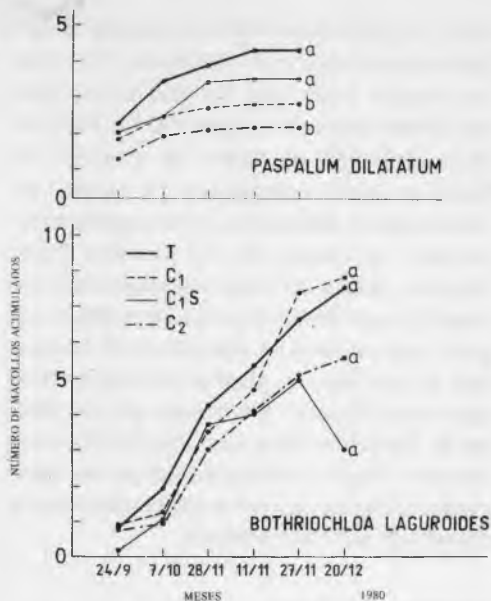


Figura 5: Evolución del macollaje en plantas de *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laguroides* cultivadas en invernáculo. Los tratamientos son similares a los referidos en la Figura 3.

nuevamente en *Paspalum dilatatum* donde las plantas testigo tuvieron una tasa de aparición menor que las plantas cortadas poco frecuentemente y éstas menor aún que aquellas cortadas con mayor frecuencia. En el caso de *Bothriochloa laguroides* el ritmo de macollaje no manifestó diferencias significativas en todo el período considerado.

Los resultados obtenidos en el ensayo en invernáculo contrastan con los recientemente comentados. Tanto en el caso de *Paspalum dilatatum* como, en menor medida, en las plantas de *Bothriochloa laguroides* la acumulación de macollos fue mayor en las plantas no cortadas que en las cortadas poco frecuentemente y en estas últimas mayor que en aquellas que recibieron el tratamiento más drástico (Figura 5).

En el ensayo a campo se observaron diferencias de comportamiento en ambas especies. La floración en plantas de *Paspalum dilatatum* se inició en los meses de noviembre y diciembre y continuó durante todo el ve-

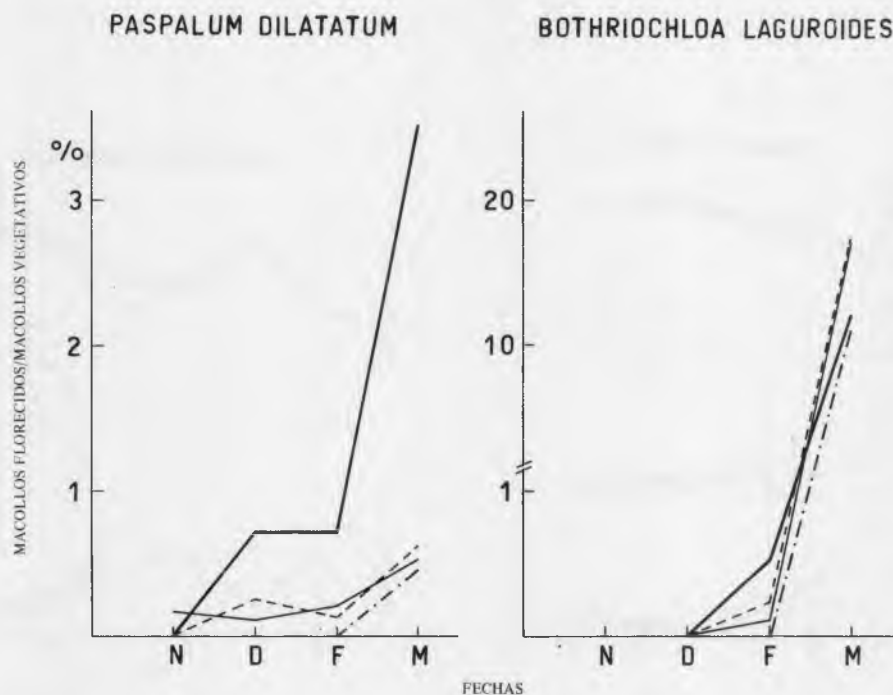


Figura 6: Floración relativa en plantas de *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laguroides* sometidas, a campo, a los tratamientos referidos en la Figura 3. En ordenadas se representan los valores resultantes del cociente entre el total de macollos florales en el mes y el total de macollos vegetativos.

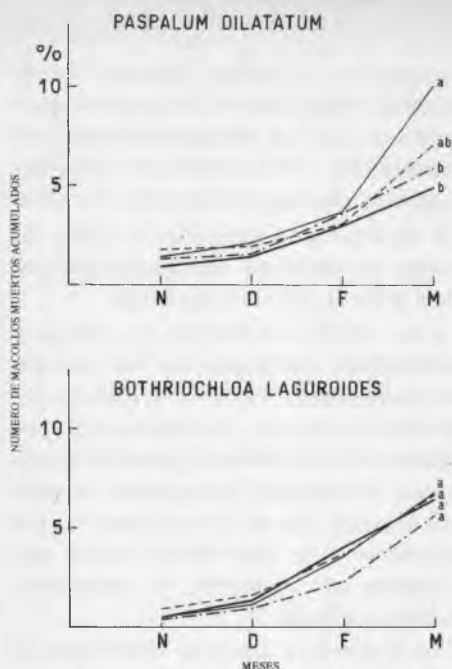
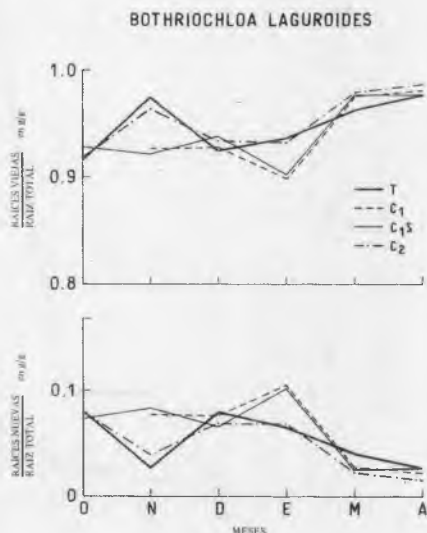
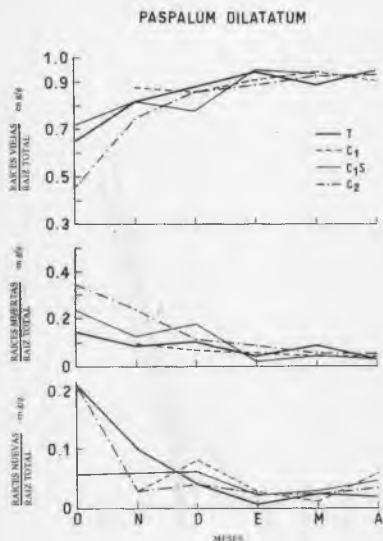


Figura 7: Mortandad de macollos en plantas de *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laguroides* sometidas, a campo, a los tratamientos referidos en la Figura 3.

rano. Las plantas no tratadas produjeron más flores que las que eran defoliadas y florecieron mucho antes que las plantas cortadas más frecuentemente (Figura 6). En *Bothriochloa laguroides* en cambio la aparición de flores se inició a principios del verano, no observándose diferencias de comportamiento entre las plantas de los distintos tratamientos, pese a ser mayor la proporción de macollos que florecieron. Similar indiferencia a los tratamientos se observó en la mortandad de macollos en plantas de *Bothriochloa laguroides* (Figura 7) mientras que las plantas de *Paspalum dilatatum* cortadas frecuentemente (tanto sombreadas como no sombreadas) fueron las que se registraron mayor número de macollos muertos.

Sistemas subterráneo

La evolución de los sistemas radicales de *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laguroides* mostraron una definida periodicidad ob-



Figuras 8 y 9: Dinámica radical en plantas sometidas, a campo, a los tratamientos referidos en la Figura 3. En ordenadas se representa la proporción de cada compartimento en la biomasa total de raíces por planta.

servándose para la primera especie la máxima aparición de raíces nuevas a comienzos de la primavera (Figura 8) mientras que la segunda presentó en forma menos marcada dicho máximo a principios del verano (Figura 9). El envejecimiento de raíces de *Paspalum dilatatum* ocurrió fundamentalmente a principios del verano mientras que en las plantas de *Bothriochloa laguroides* solo se observó una leve tendencia similar al final de esa estación. Esta notable falta de respuesta del sistema radical de ambas especies a los tratamientos efectuados no se mantuvo en el ensayo de invernáculo donde las plantas no tratadas produjeron significativamente más biomasa radical (Figura 10) y se observó una tendencia decreciente conforme aumentaba la severidad del tratamiento.

Hidratos de Carbono no estructurales

Las reservas acumuladas en las coronas y rizomas de las dos especies tuvieron un com-

portamiento similar y clásico, aumentando pronunciadamente su nivel hacia fines del verano (Figura 11). Las reservas en raíces siguieron una tendencia similar aunque de menor magnitud. No se observó diferencia significativa entre los distintos tratamientos para ninguna de las especies estudiadas.

Historia de macollos

Para verificar si los tratamientos o el mes de origen de los macollos tienen algún efecto en su desarrollo se analizó la desaparición y floración de los mismos. La desaparición de macollos a lo largo del período de crecimiento mostró tendencias similares para ambas especies, tratamientos y mes de origen de los macollos (Figuras 12 y 13). No fue similar, en cambio, la historia reproductiva de estos macollos. La proporción de macollos de distinto origen que florecieron en algún momento durante el período de crecimiento se vió profundamente alterada en

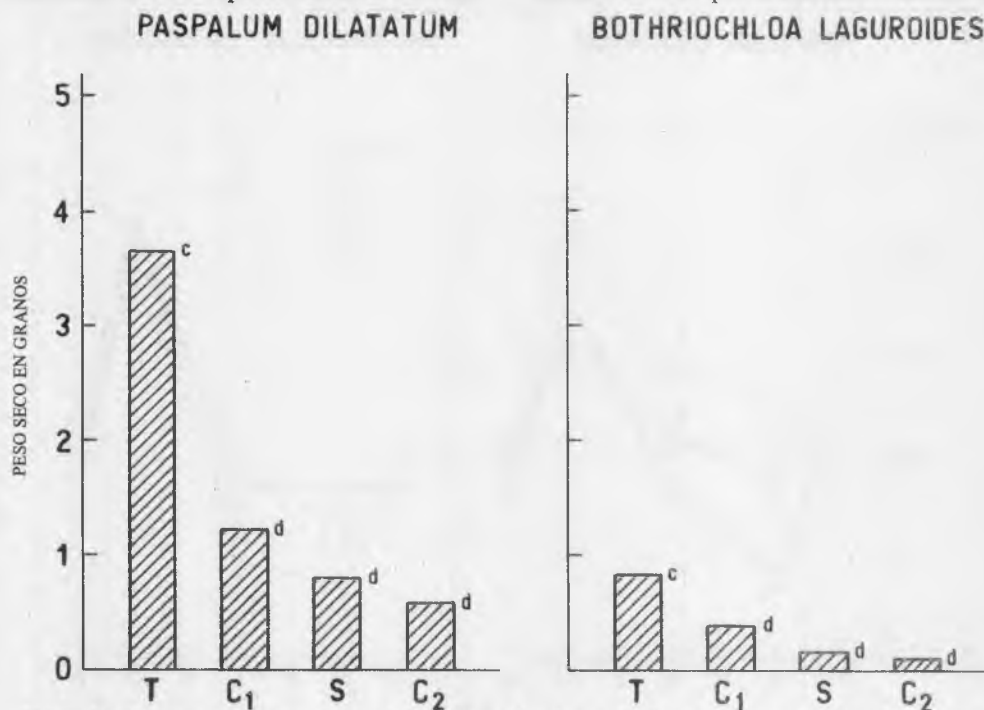


Figura 10: Biomasa radical en plantas de *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laguroides* una vez finalizado el ensayo en invernáculo. Los tratamientos efectuados fueron similares a los detallados en la Figura 3 y las cosechas se realizaron a los cuatro meses de crecimiento en el caso de la primera especie y a los seis meses de crecimiento en el caso de la segunda.

Paspalum dilatatum como consecuencia de los tratamientos (Figura 14). Aunque baja (menos del 1% de los macollos originados llegan a dar flor) la proporción de macollos que florecieron en las plantas tratadas fue mayor en aquéllos originados en épocas de activo crecimiento. Lo contrario ocurrió en las plantas no tratadas donde se registraron valores de floración proporcionalmente mayores. Para el caso de *Bothriochloa laguroides* la tendencia fue completamente distinta. En esta especie la proporción de macollos florecidos fue aumentando con la temperatura del mes de origen, no observándose mayores diferencias entre tratamientos.

DISCUSION

Los resultados obtenidos en el ritmo de macollaje de las plantas tratadas a campo (Figuras 3 y 4 contrastan con los hallados en el invernáculo (Figura 5) y difieren de los

comunmente hallados en la bibliografía mundial, engrosando la serie de resultados contradictorios ya existentes en la misma (Lambert, 1962; Dovrat *et al.*, 1971; Koblet *et al.*, 1971; Guillet, 1973; Ishida, 1975). Esta aparente confusión podría deberse a diferencias en las condiciones ambientales y en las formas de realización de los tratamientos de defoliación. Así, la posible remoción de ápices al aumentar la severidad de defoliación provocaría el estímulo del macollaje (Cook y Stoddart, 1953; Jameson y Huss, 1959 y Youngner, 1972). Sin embargo la mayor tendencia en el ritmo de macollaje en las plantas de *Paspalum dilatatum* tratadas más severamente se observa con anterioridad a la floración (Figura 8). Este hecho y la notablemente baja proporción (menor al 0,5%) de macollos florecidos con respecto al total de macollos vegetativos existentes durante la mayor parte del período considerado, disminuyen probablemente la importancia de la remoción de ápices como posible causa de

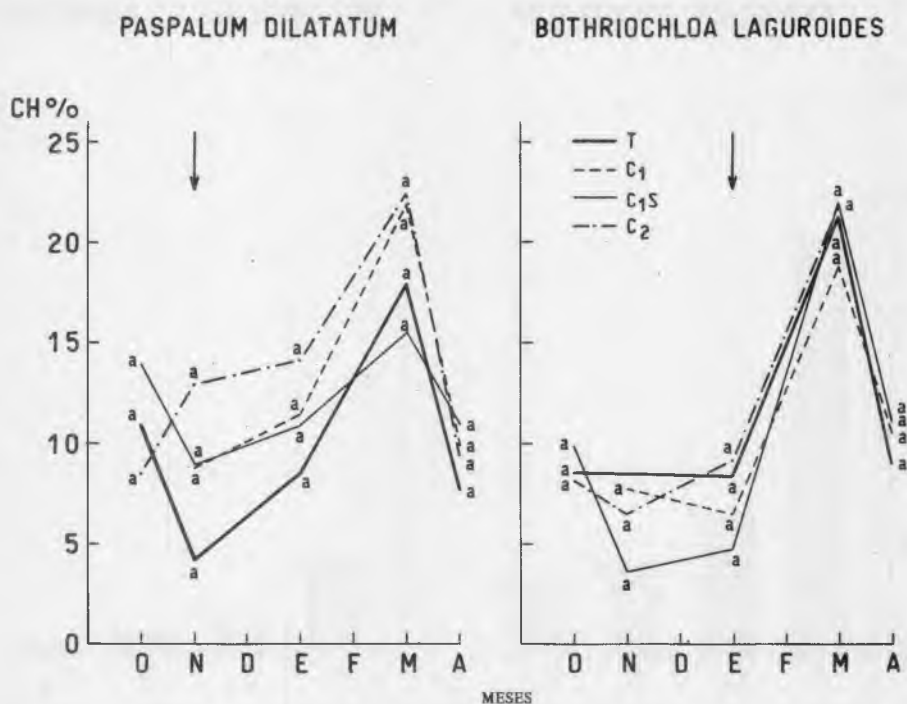


Figura 11: Porcentaje de hidratos de carbono no estructurales en coronas de plantas de *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laguroides* sometidas, a campo, a los tratamientos referidos en la Figura 3. La flecha indica el mes que se registró la iniciación en la etapa reproductiva.

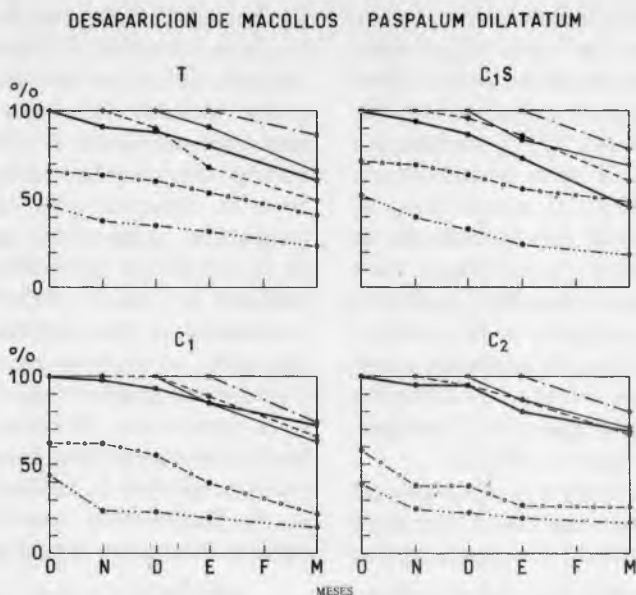


Figura 12: Desaparición de macollos en plantas de *Paspalum dilatatum* según su mes de origen. En ordenadas se ubica la proporción del total de macollos originados entre cada observación, vivos en los distintos meses del período de crecimiento. Los distintos cuadros representan los tratamientos a los que fueron sometidos los macollos (iguales a los referidos en la Figura 3) originados en marzo (— · · · —), en julio (— o — o — o), en octubre (— ■ —), en noviembre (— · · · · ·), en diciembre (— □ —) y en enero (— · · · · ·).

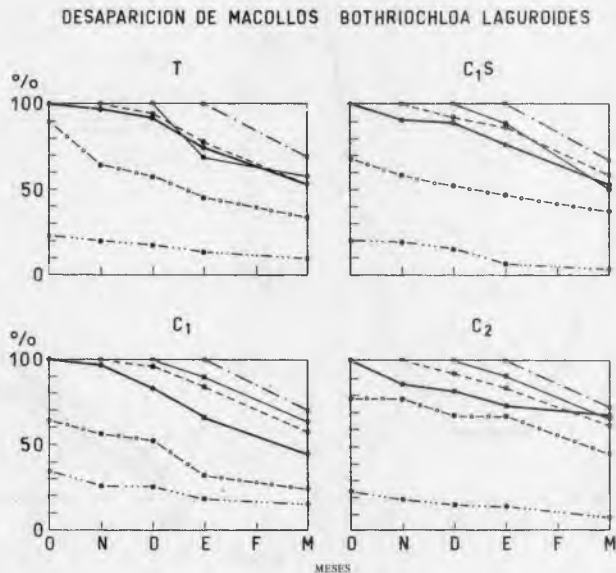


Figura 13: Desaparición de macollos en plantas de *Bothriochloa laguroides* según su mes de origen. En ordenadas se ubica la proporción del total de macollos originados entre cada observación, vivos en los distintos meses del período de crecimiento. Los distintos cuadros representan los tratamientos a los que fueron sometidos los macollos (iguales a los referidos en la Figura 3) originados en marzo (— · · · —), en julio (— o — o — o), en octubre (— ■ —), en noviembre (— · · · · ·), en diciembre (— □ —) y en enero (— · · · · ·).

estos resultados. Esta consideración y los resultados obtenidos en otras experiencias donde se observaron un aumento en el ritmo de macollaje aunque no se cortasen los ápices (Horrocks y Wasko, 1971), permiten sugerir la existencia de otros mecanismos de control. Tal podría ser el caso de hojas en expansión (en especial ante la existencia de deficiencias nutritivas) que tendrían un efecto inhibitorio sobre el macollaje (Laidlaw y Berrie, 1974) o la variación de las condiciones lumínicas en la base de las plantas consecuencia de distintos métodos de utilización del pastizal (Michell y Coles, 1955; Youngner, 1972; Deregibus y Sánchez, 1981).

Las plantas de ensayo en el invernáculo poseían condiciones nutritivas y lumínicas diferentes de las del ensayo a campo. Debido

a la acentuada deficiencia de fósforo en suelos de la comunidad B (Barberis, comunicación personal) es probable que las diferencias en los resultados observados se deban al posible efecto inhibitorio de las hojas en expansión. Si bien no se ha evaluado el número de hojas en expansión para cada momento y tratamiento, se ha notado que la drasticidad de la defoliación (por debajo de la lígula, cortando las vainas), detiene totalmente el crecimiento de gran cantidad de hojas. Por otra parte, el escaso desarrollo de la vegetación durante el primer año de clausura redujo la importancia del efecto lumínico en la base de las matas. Estos aspectos explicarían solo parcialmente la indiferencia de las plantas de *Bothriochloa laguroides* a los tratamientos efectuados. Aparentemente existiría

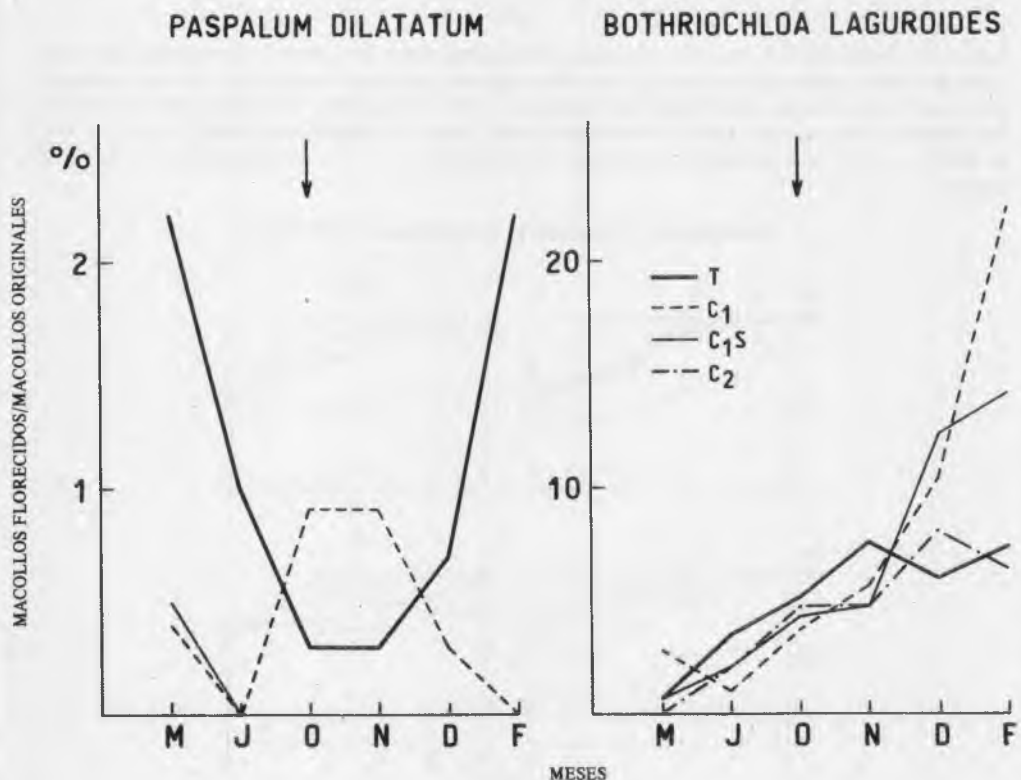


Figura 14: Historia reproductiva de los macollos en plantas de *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laguroides* según su mes de origen. En ordenadas se representan el cociente entre el total de macollos florecidos durante toda la estación de crecimiento y el número total de macollos originados entre cada observación. La similitud de los resultados obtenidos en las plantas de *Paspalum dilatatum* que eran sometidas a defoliación, solo permitieron representar a plantas defoliadas (-----) y plantas no defoliadas (———). La flecha indica el momento en que se iniciaron los tratamientos iguales a los referidos en la Figura 3.

un factor limitante del crecimiento que actúa por encima de la defoliación (posiblemente la falta de fósforo ya comentada). También es probable que la mayor tendencia de los macollos a florecer reduzca la importancia del macollaje como forma de supervivencia y multiplicación.

Si bien existiría una alta correlación negativa entre el ritmo de macollaje de las plantas y su contenido de hidratos de carbono no estructurales (Figura 15), no se observaron diferencias significativas para los distintos tratamientos realizados (Figura 11). Es probable que el tiempo transcurrido entre la defoliación y la toma de muestras para analizar sus reservas (15 y 30 días según los tratamientos) fuera más que suficiente para que las plantas recompongan su nivel de hidratos de carbono no estructurales. Esta rápida re-

cuperación bien puede deberse a un aumento en la tasa de asimilación neta luego de la defoliación, como ha sido observado en numerosas oportunidades que se realizaron manipulaciones en las fuentes o destinos de hidratos de carbono (Moss, 1962; Maggs, 1964; Sweet y Warling, 1966; Marshall y Sagar, 1968). No debe destacarse tampoco, la posibilidad que otras sustancias carbonadas, distintas a las analizadas, constituyan las reservas de fácil disponibilidad. Sin embargo existen experiencias con plantas de *Paspalum dilatatum* cultivadas en invernáculo donde el nivel de hidratos de carbono de fácil disponibilidad en coronas y raíces se vió reducido al aumentar la frecuencia de los cortes (Watson y Coleman, 1970; Soares *et al.*, 1978). Muy probablemente la menor irradiancia recibida y la mayor actividad metabólica de las plan-

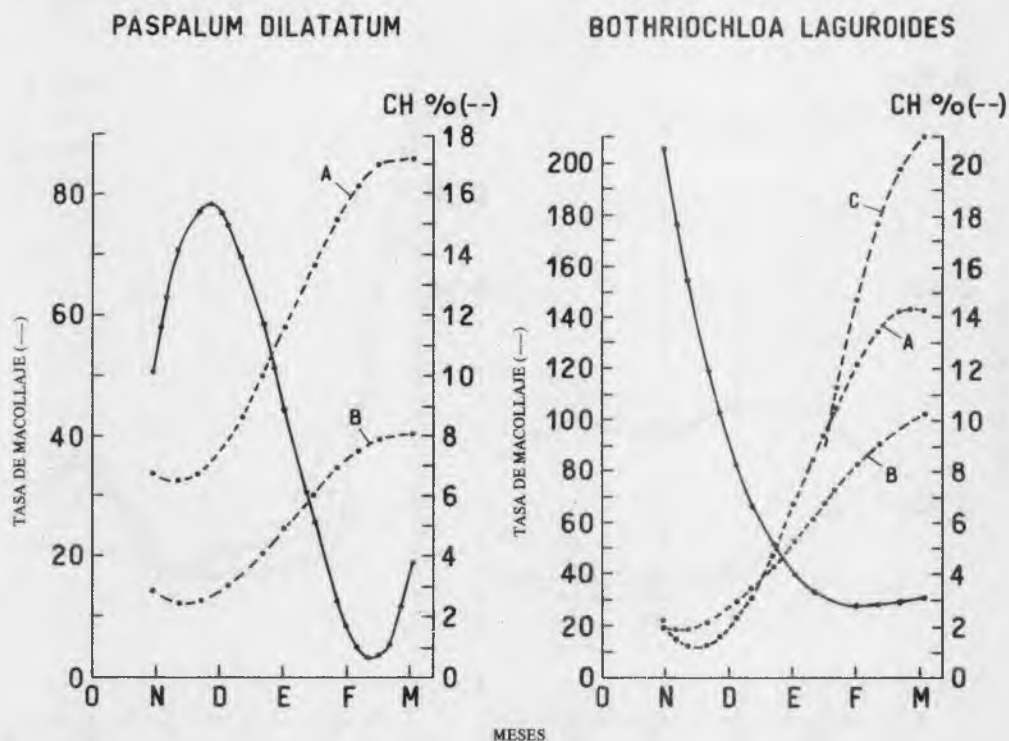


Figura 15: Curvas ajustadas a la evolución de la tasa de aparición de macollos y del porcentaje de hidratos de carbono no estructurales en coronas (A) y raíces (B) de *Paspalum dilatatum* y coronas (A), raíces (B) y rozomas (C) de *Bothriochloa laguroides*. Se halló una significativa correlación inversa entre el ritmo de macollaje y el nivel de reserva en corona ($r = -0,88$) y en raíces ($r = -0,89$) para la primera especie y de $-0,75$ y $-0,74$ respectivamente para la segunda.

tas mantenidas en condiciones óptimas controladas determine una menor disponibilidad de azúcares para ser acumulados como reserva. Así, cualquier manejo que reduzca el nivel de fotosíntesis afectaría dicha acumulación. En el campo, por el contrario, numerosos factores ambientales adversos condicionarían el crecimiento provocando la existencia de excesos de sustancias hidrocarbonadas que serían movilizados hacia tejidos reservantes.

Las diferencias halladas en la floración de ambas especies también podrían justificar, al menos parcialmente, los resultados diferentes en los ritmos de macollaje observados. Mientras que en *Paspalum dilatatum* la proporción de macollos florales en relación a los macollos vegetativos existentes es notablemente baja (Figura 6) y por ello podría des-

tinarse gran cantidad de recursos energéticos a la formación de macollos, en *Bothriochloa laaguroides* la mayor proporción de flores implicaría una monopolización de los azúcares producidos.

Gran parte de la mortandad de macollos en plantas de *Paspalum dilatatum* defoliadas poco frecuentemente podría deberse al corte de ápices que iniciaban su elongación floral (se consideró muerto todo macollo que no tuviese hojas juveniles en expansión). También en el caso de las plantas cortadas más frecuentemente, un posible error metodológico podría haber impedido la observación de macollos muertos. Este error se debería a la casi imposibilidad de determinar en los innumerables macollos chicos existentes en plantas sometidas a este drástico tratamiento, si algunos de los anillados previamente había

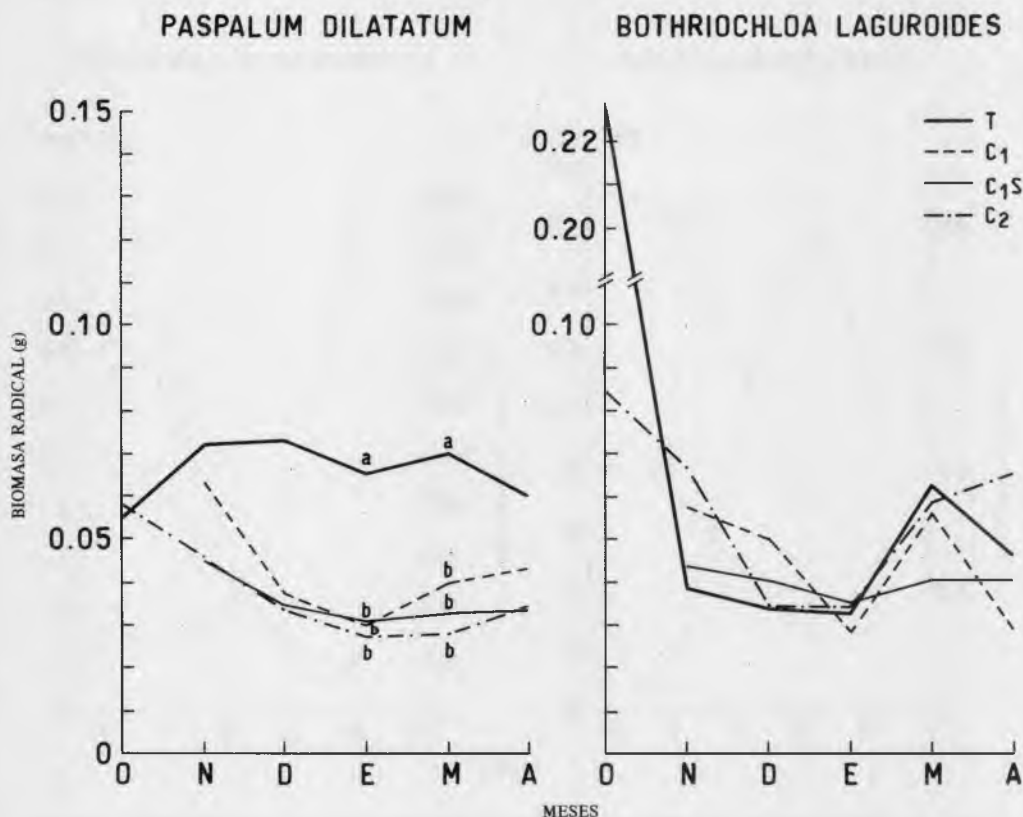


Figura 16: Biomasa radical por macollo en plantas de *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laaguroides* sometidas, a campo, a los mismos tratamientos referidos en la Figura 3. En ordenadas se representa el cociente entre el peso del total de raíces por planta y el número de macollos de las mismas en el momento de cosecha.

muerto y había sido reemplazado por otro tan pequeño como el anterior. Queda entonces la duda si este tratamiento que tiende a magnificar el ritmo de macollaje aumenta la longevidad de los macollos reduciendo su mortandad (Figura 7).

La periodicidad observada en la aparición de raíces y la aparición del pico de producción de raíces nuevas antes que el pico de producción de macollos coinciden con lo hallado por varios autores que estudiaron la evolución del sistema radical de otras especies cultivadas en condiciones controladas (Stuckey, 1941; Jacques y Schwass, 1957; Ueno y Yoshihara, 1967). Según los datos obtenidos puede clasificarse a *Paspalum dilatatum* y *Bothriochloa laguroides* como especies de "raíces perennes" según lo sugerido por Stuckey (1941). Por otra parte, la falta de respuesta de las plantas sometidas a diferentes tratamientos es similar a la observada por algunos autores (Baker, 1957; Lorenz y Rogler, 1967; Bartos y Sims, 1974; Buwai y Trlica, 1977) y contrasta con los resultados obtenidos en el invernáculo. Sin embargo, del mismo modo que en el ensayo de Baker (1957) la masa de raíces por planta resultaba afectada por los tratamientos, mientras la biomasa radical por unidad de superficie no mostraba diferencias (había más plantas por unidad de superficie), en *Paspalum dilatatum* el peso de las raíces por macollo (Figura 16) mostró un comportamiento diferente. Así, las plantas no tratadas producían mayor cantidad de raíces por macollo que las que macollaban más profusamente, aunque el total de raíces por planta permaneciese invariable. Estos resultados coincidirían en cierta medida con la hipótesis de "exceso de hidratos de carbono" de Troughton (1977) que postula que el crecimiento de la raíz depende de la cantidad de compuestos energéticos que el tallo es incapaz de utilizar. En este caso, si consideramos que cada macollo actúa preferentemente como una unidad independiente (Jewiss, 1966), desde los macollos más grandes de las plantas no tratadas se exportaría a las raíces mayor cantidad de sustancias energéticas que ellos no utilizan. Cuando se mo-

difica la correlación existente entre los distintos órganos como consecuencia de la defoliación, los recursos energéticos serían monopolizados por nuevas hojas y macollos. Lamentablemente no se poseen datos del área foliar para ver si existe alguna variación en ella como consecuencia del mayor número de macollos producidos. Si a mayor número de macollos es mayor el área foliar por planta (como surge de los resultados obtenidos por Deregibus y Sánchez en otras experiencias que se realizan en la actualidad), el gasto de energía realizado para formar macollos redundaría en un mayor área foliar y permitiría de ese modo mantener constante el nivel de reservas y la biomasa radical. Si, por el contrario, este mayor número de macollos no determina una mayor superficie foliar, el "costo" de los macollos se cubriría por un aumento en la tasa de asimilación neta como ya hemos comentado. Cualquiera sea la forma en que se cubra esa producción de macollos, la misma se realizaría sin detrimento de otras funciones morfológicas de la planta, aunque reduzca el tamaño de los macollos y la biomasa radical por macollo.

La historia reproductiva de los macollos de *Paspalum dilatatum* se vería afectada por los tratamientos efectuados (Figura 14). Es destacable la periodicidad puesta de manifiesto por los resultados, pudiéndose suponer que los macollos aparecidos en épocas en que otros anteriores están siendo inducidos, pierden las posibilidades de florecer. Este hecho explicaría la bajísima proporción de macollos originados durante la primavera que florecen en las plantas testigo y la falta de floración en macollos originados durante el verano en plantas tratadas. Corroboraría la existencia de esta tendencia cíclica, que los macollos originados durante el verano en las plantas testigo florecen por ser relativamente jóvenes aún en el momento en que se termina la inhibición. Otra explicación de la baja floración de los macollos originados en marzo y junio en las plantas tratadas sería la posibilidad que los cortes realizados en los meses de octubre y noviembre pudieran haber seccionado ápices ya inducidos. Lamenta-

blemente los bajos valores porcentuales registrados en esta especie impiden realizar una aseveración más contundente. En *Bothriochloa laguroides* en cambio no se observan estas tendencias diferenciales entre los tratamientos (Figura 14). Si bien las plantas que más florecen y que lo hacen antes, son las no tratadas (Figura 6), la mejor iluminación en las plantas tratadas podría justificar que florezcan más macollos originados en diciembre y febrero.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en el ensayo a campo y su diferencia con los obtenidos en el invernáculo demuestran la importancia de su realización. Estos ensayos, si bien sus resultados son altamente variables, permiten tener una visión más integral de la respuesta de las plantas al medio, sugiriendo hipótesis que luego deben ser verificadas en condiciones controladas. Si bien los tratamientos no producen plenamente la realidad de la utilización por los herbívoros, aumentan las posibilidades de comprender al ecosistema en función de sus componentes. En él las plantas reaccionaron en forma imprevista a los efectos de estrés a las que son sometidas por causas diversas, cuya discusión enriquece los conocimientos adquiridos.

Paspalum dilatatum y *Bothriochloa laguroides* parecen tener estrategias ecológicas distintas. Mientras en la primera la reproducción vegetativa resulta ser la forma más importante de diseminación en el ecosistema considerado, en la segunda los recursos utilizados para la reproducción sexual parecen ser cuantiosos. Estas estrategias pueden explicar en parte las diferencias de comportamiento manifestadas ante el estrés de defoliación al que fueron sometidas.

Es preciso aplicar con cautela los resultados aquí expuestos. La extraordinaria capacidad de recuperación de las plantas ante el estrés de defoliación al que fueron sometidas no significa que no se vean afectadas por un pastoreo intenso y selectivo. En ese

caso las especies circundantes no siempre serán defoliadas del mismo modo que las especies estudiadas y ello puede representar para las primeras, ventajas competitivas importantes que determinen la desaparición de las segundas. Parece si recomendable intentar manejos tales que promuevan la producción de macollos como consecuencia de intensas defoliaciones realizadas en momentos adecuados.

BIBLIOGRAFIA

- 1) Alippe, H. A. y R. N. Brinnand, 1976. Distribución y dinámica de la biomasa subterránea de un pastizal natural de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). *Cátedra de Fisiología Vegetal, Facultad de Agronomía, UBA, (inédito)*.
- 2) Association of Official Agricultural Chemists, 1965. Official method of analysis. 10 th Ed. Washington D. C. p. 498-499.
- 3) Baker, H. K., 1957. Studies on the root development of herbage plants. 3. The influence of cutting treatments on the root, stubble and herbage production of a perennial ryegrass sward. *J. Br. Grassl. Soc.* 12: 197-208.
- 4) Bancroft H., 1960. Introducción a la bioestadística. EUDEBA, Bs. As. 246 p.
- 5) Bartos, D. L. y P. L. Sims, 1974. Root dynamics of a short-grass ecosystem. *J. Range Manage.* 23: 33-36.
- 6) Buwai, M. y M. J. Trlica, 1977. Defoliation effects on root weights and total nonstructural carbohydrates of blue grama and western wheatgrass. *Crop. Sci.* 17: 15-17.
- 7) Burkart A., 1969. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). II. Gramíneas. La Familia Botánica de los Pastos. Colección Científica del INTA, Tomo VI, II. Buenos Aires. 551 p.
- 8) Cauhépé, M. A. y R. Fernández Grecco, 1981. Dieta de vacunos en pastoreo sobre un pastizal de la Depresión del Salado. *Producción Animal* 8: 85-94.
- 9) Cook, C. W., 1966. Carbohydrate reserve in plants. *Utah Agr. Exp. Sta. Res. Series* 31. 47 p.
- 10) Cook, C. W. y L. A. Stoddart, 1957. Some growth responses of Crested Wheatgrass following herbage removal. *J. Range Manage.* 6: 267-270.
- 11) Crider, F. J., 1955. Root growth stoppage resulting from defoliation of grass. *U. S. Dep. Agr. Tech. Bull.* 1102 23 p.
- 12) Deregibus, V. A. y A. Soriano, 1981. Los pastizales de la zona de cría de la Depresión del

- Salado desde el punto de vista ecológico. *Rev. Arg. Prod. Anim.* Vol. 1 (2): 60-83.
- 13) Deregibus, V. A., M. J. Trlica y D. A. Jameson. 1981. Organic reserves in herbage plants. Their relationship to grassland management. p. 315-344. In: M. Recheigl, Jr. (Ed) Handbook of Agricultural Productivity (Vol. I) CRC Press, Inc. Boca Raton. Fl. 468 p.
 - 14) Deregibus, V. A. y R. A. Sánchez, 1981. Influencia de la densidad del canopeo en el macollaje de gramíneas forrajeras. *Producción Animal* (8): 254-261.
 - 15) Deregibus, V. A. y M. Cauhépe, 1981. Pastizales naturales de la Depresión del Salado. Utilización basada en conceptos ecológicos. *Cátedra de Fisiología Vegetal, Facultad de Agronomía, UBA, (inédito)*.
 - 16) Dovrat, A., J. G. P. Dirven y B. Deinum, 1971. The influence of defoliation and nitrogen on the regrowth of Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth). *Neth. J. Agric. Sci.* 19: 94-101.
 - 17) Downton, W. J. S. y E. B. Tregunna, 1968. Carbon dioxide compensation. Its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the gramineae, and leaf anatomy. *Can. J. Bot.* 46: 207-215.
 - 18) Dwyer, D. D., W. C. Elder and J. Singh, 1967. Effects of height and frequency of clipping on pure stands of range grasses in North Central Oklahoma. *Oklahoma Agric. Exp. Stn. Bull.* B-614. 10 p.
 - 19) Evans, P. S., 1971. Root growth of *Lolium perenne* L. II. Effects of defoliation and shading. *N. Z. J. Agric. Res.* 14: 552-62.
 - 20) Evans, P. S., 1972. Root growth of *Lolium perenne* L. III. Investigation of the mechanism of defoliation induced suppression of elongation. *N. Z. J. Agric. Res.* 15: 347-355.
 - 21) Evans, P. S., 1973. The effect of repeated defoliation to three different levels on root growth of five pasture species. *N. Z. J. Agric. Res.* 16: 31-34.
 - 22) Gernert, W. B., 1963. Native grass behaviour as affected by periodic clipping. *J. Am. Soc. Agr.* 28: 447-456.
 - 23) Graber, L. F., 1931. Food reserves in relation to other factors limiting the growth of grasses. *Plant Physiol.* 6: 43-72.
 - 24) Greig Smith, M. A., 1964. Quantitative plant ecology. Butterworths. London.
 - 25) Guillet, M., 1974. Influence of spring management on the yield and quality of fodder grasses. *Herb. Abs.* 44: 2313.
 - 26) Heinz, P. H. y A. E. Murneek, 1940. Comparative accuracy and efficiency in determination of carbohydrate in plant material. *Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* N. 314. 23 p.
 - 27) Hill, M. J. y B. R. Watkin, 1975. Seed production studies on perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), timothy (*Phleum pratense*), and prairie grass (*Bromus unioloides*). 1. Effect of tiller age on tiller survival, ear emergence and seed head components. *J. Br. Grassl. Soc.* 30: 63-71.
 - 28) Ishida, R., 1976. Vegetational structure of sown grassland. *Herb. Abs.* 46: 705 p.
 - 29) Jacques, W. A. y R. H. Schwass, 1956. Root development in some common New Zealand pasture plants. VII Seasonal root replacement in perennial ryegrass (*Lolium perenne*), italian ryegrass (*L. multiflorum*) and tall fescue (*Festuca arundinacea*). *N. Z. J. Sci. Tech. A* 37: 569-583.
 - 30) Jameson, D. A., 1963. Responses of individual plants to harvesting. *Bot. Rev.* 29: 532-594.
 - 31) Jameson, D. A. y D. L. Huss., 1959. The effect of clipping leaves and stems on number of tillers, herbage weights, root weights, and food reserves of little bluestem. *J. Range Manage.* 12: 122-126.
 - 32) Jewiss, D. R., 1972. Tillering in grasses. Its significance and control. *J. Br. Grassl. Soc.* 27: 65-82.
 - 33) Kigel J., 1980. Analysis of regrowth patterns and carbohydrate levels in *Lolium multiflorum*. *Lam. Ann. Bot.* 45: 91-101.
 - 34) Koblet R., J. Lehmann y J. Nosberger, 1970. Tillering in forage grasses and its effect on yield. *Herb. Abs.* 40: 1106.
 - 35) Laidlaw, A. S. y A. M. M. Berrie, 1974. The influence of expanding leaves and the reproductive stem apex on apical dominance in *Lolium multiflorum*. *Ann. Appl. Biol.* 78: 75-82.
 - 36) Lambert, D. A., 1962. A study of growth in swards of timothy and meadow fescue. III. The effect of two levels of nitrogen under two cutting treatments. *J. Agric. Sci.* 59: 25-32.
 - 37) Langer, R. H. M., 1963. Tillering in herbage grasses. *Herb. Abs.* 33: 141-147.
 - 38) Lemcoff, J. H., O. E. Sala, V. A. Deregibus, R. J. C. León y T. M. Schlichter, 1978. Preferencia de los vacunos por los distintos componentes de un pastizal de la Depresión del Salado. Comisión de Investigaciones Científicas, La Plata. *Monografías* 8: 57-70.
 - 39) León, R. J. C., 1975. Las comunidades herbáceas de la región Castelli Pila. Comisión de Investigaciones Científicas. La Plata. *Monografías* 5: 73-107.
 - 40) León, R. J. C. y M. Bertiller, 1982. Aspectos fenológicos de dos comunidades de la Depresión del Salado (Pcia. De Bs. As.). *Bol. Soc. Arg. Bot.* 20 (3-4). En prensa.
 - 41) Lison L., 1976. Estadística aplicada a la biología experimental. EUDEBA, Bs. As. 357 p.
 - 42) Lorenz, R. J. y G. E. Rogler, 1967. Grazing

- and fertilization affect root development of range grasses. *J. Range Manage.* 20: 129-132.
- 43) Maggs, D. H., 1964. Growth rates in relation to assimilate supply and demand. I. Leaves and roots as limiting regions. *J. Exp. Bot.* 15: 574-583.
- 44) Marshall, C. y G. R. Sagar, 1968. The distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. following differential defoliation. *Ann. Bot.* 32: 715-719.
- 45) May, C. H., 1960. The utilization of carbohydrate reserves in pasture plants after defoliation. *Herb. Abs.* 30: 239-245.
- 46) Mitchell, K. J. y S. T. Coles, 1955. Effects of defoliation and shading on short-rotation ryegrass. *N. Z. J. Sci. Tch.* 36 A: 586-604.
- 47) Moss, D. N., 1962. Photosynthesis and barrenness. *Crop. Sci.* 2: 366-367.
- 48) Sala, O. E., V. A. Deregibus, T. M. Schlichter y H. A. Alippe, 1978. Productividad primaria neta aérea de un pastizal de la Depresión del Salado (Pcia. de Bs. As.). Comisión de Investigaciones Científicas. La Plata. *Monografías* 8: 3-38.
- 49) Schuster, J. L., 1964. Root development of native plants under three grazing intensities. *Ecology* 45: 63-70.
- 50) Smith, D., G. M. Paulsen y C. A. Raguse, 1964. Extraction of total available carbohydrates from grass and legume tissue. *Plant Physiol.* 39: 960-962.
- 51) Soares, Heloisa P. R. F., A. V. A. Jacques e T. L. Barreto, 1978. Efeitos da altura de corte e estádios de crecimiento sobre a producao de materia seca, concentración de glúcidos e proteína bruta en *Paspalum dilatatum*, Poir. ecotipo Depressao Central. *An. Tec. de IPZFO, Porto Alegre* 5 (1): 311-324.
- 52) Sokal, R. R. y F. J. Rohlf, 1969. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company. S. Francisco. 776 p.
- 53) Sweet, G. B. y P. F. Wareing, 1966. Role of plant growth in regulating photosynthesis. *Nature*, Lond. 210: 77-79.
- 54) Stuckey, I. H., 1941. Seasonal growth of grass roots. *Am. J. Bot.* 28: 486-491.
- 55) Thaine, R., 1954. The effect of clipping frequency on the productivity and root development of russian wild ryegrass in the field. *Can. J. Agric. Sci.* 34: 299-304.
- 56) Trlica, M. J., 1977. Distribution and utilization of carbohydrate reserves in range plants. p. 73-97 in: R. E. Sosebee, (ed.) Range plant physiology. *Range Sci.* Series No 4 Sci. Range Manage. 290 p.
- 57) Troughton, A., 1957. The underground organs of herbage grasses. Commonwealth Agric. Bureau, *Farn. Lom. Royal.* 163 p.
- 58) Troughton, A., 1977. Relationship between the root and shoot systems of grasses. p. 39-51 in: J. K. Marshall (ed). The belowground ecosystem: A synthesis of plant-associated processes. *Range Sci. Dep. Sci.* Ser. No 26. 351 p. Colorado State. University. F. Collins.
- 59) Ueno, J. y K. Yoshihara, 1967. Spring and summer root growth of some temperate region grasses and summer root growth of tropical grasses. *J. Br. Grassl. Sci.* 22: 148-152.
- 60) Watson, V. H. and C. Y. Ward, 1970. Influence of intact tillers and height of cut on regrowth and carbohydrate reserves of Dallisgrass (*Paspalum dilatatum* Poir.). *Crop Science* 10: 474-476.
- 61) Weaver, J. E., 1958. Summary and interpretation of underground development in natural grassland communities. *Ecol. Monogr.* 28: 55-78.
- 62) Weinmann, H., 1948. Underground development and reserves of grasses. A. review. *J. Br. Grassl. Sci.* 3: 115-140.
- 63) Weinmann, H., 1961. Total available carbohydrates in grasses and legumes. *Herb. Abs.* 31: 255-261.
- 64) White, L. M., 1973. Carbohydrate reserves of grasses: A review. *J. Range Manage.* 26: 13-18.
- 65) Youngner, V. B., 1972. Physiology of defoliation and regrowth. p. 292-304. in: V. B. Youngner y C. M. McKell (eds.) The biology and utilization of grasses. Academic Press, N. Y. 426 p.