

Variaciones de calidad nutritiva durante el crecimiento vegetativo de gramíneas megatérmicas de diferente porte y longitud foliar (*Chloris gayana* y *Digitaria decumbens*)

Variations in nutritive quality during vegetative growth of tropical grasses differing in growth habit and leaf length (Chloris gayana and Digitaria decumbens)

Agnusdei¹, M.G., Nanning², F.R., Di Marco³, O.N. y Aello³, M.S.

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA Balcarce
Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata

Resumen

En dos gramíneas megatérmicas, de diferente porte y longitud foliar, se evaluó el contenido de fibra detergente neutro (FDN) y FDN indigestible (FDNi) en función de la edad y tamaño foliar de tres generaciones de hojas, y se estudiaron las relaciones de estos parámetros con la digestibilidad (DVMS) y degradabilidad de la MS (DegMS). Las especies fueron *Digitaria decumbens* (Pasto Pangola) y *Chloris gayana* (Gramma Rhodes), de hoja corta y larga, respectivamente. Las mismas crecieron en invernáculo sin limitantes hídricas y nutricionales, y se cortaron regularmente para lograr micro pasturas densas. Luego se hizo un corte a 5 cm del suelo (06/10/06) para homogenizar y sincronizar el crecimiento foliar. En el rebrote se midió semanalmente la longitud de lámina verde, vaina, aparición de hojas y se calculó la vida media foliar (VMF) y el largo foliar final (LFF). Cada 50-60 grados día de crecimiento (GDC) se realizaron cosechas (6 en total) de láminas a lo largo de la VMF (emergencia hasta presenescencia) de 3 generaciones sucesivas de hojas (G1, G2 y G3). En las muestras se determinó el contenido de FDN y se incubaron *in vitro* por 24 h (equipo Daisy) para calcular la FDNi, DVMS y DegMS. Se analizó la relación entre el contenido de FDN y de FDNi con los GDC a lo largo de toda VMF, y de dichas variables con el LFF, DVMS y DegMS. Para los cálculos se utilizaron los procedimientos NLIN, REG y MIXED de SAS y la prueba de Tukey ($p < 0,05$) para la comparación de medias. La longitud promedio de las láminas de Gramma (458 \pm 17 mm) fue mayor que las de Pangola (68 \pm 13 mm). El LFF de Gramma aumentó entre generaciones de hojas sucesivas, no variando en Pangola. En ambas especies la acumulación de FDN y FDNi en función de los GDC fue descrita por una curva de saturación exponencial negativa. En Pangola la asíntota para FDN fue en promedio 47% y para FDNi 30%, sin diferencias entre generaciones foliares. En Gramma la FDN y FDNi se incrementaron ($p < 0,05$) entre generaciones de hojas (FDN= 46; 50 y 56%; FDNi= 40; 44 y 49% para G1, G2 y G3, respectivamente). En Pangola la FDN y la FDNi permanecieron estables durante la VMF, mientras que en Gramma se

Recibido: septiembre 2009

Aceptado: noviembre 2009

1. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Balcarce, Director de Tesis. Autor para correspondencia: magnusdei@balcarce.inta.gov.ar

2. Maestría en Producción Animal. Fac. Cs. Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Dirección actual: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Formosa.

3. Universidad Nacional de Mar del Plata, Comité Asesor de tesis.

incrementaron durante toda la vida foliar, especialmente la FDNi, la cual se continuó acumulando una vez alcanzado el LFF (madurez foliar). En Grama, la FDN y FDNi estuvieron positivamente asociadas entre ellas y negativamente con la DVMS y DegMS. Se concluye que la longitud foliar definió en gran parte la calidad nutritiva de las gramíneas megatérmicas en estudio, debido a su efecto en la acumulación de FDN indigestible, que a su vez estuvo negativamente asociada a la digestibilidad y degradabilidad de la MS.

Palabras clave: gramíneas megatérmicas, ontogenia, Grama Rhodes, Pasto Pangola, calidad nutritiva, tamaño foliar.

Summary

This study evaluated the pattern of variation of NDF and indigestible NDF (iNDF) concentration with age and length of leaf blade of two tropical grasses, and the relationship between these parameters with the *in vitro* DM digestibility (DMD) and the *in vitro* DM degradability (DMDeg). Two species of contrasting growth habit and potential leaf length (Pangola grass: *Digitaria decumbens* and Rhodes grass: *Chloris gayana*) were grown in a greenhouse with natural radiation without nutritional restrictions. Pastures were regularly clipped during the pre-experimental phase until dense micro-swards were obtained. On 06/10/06 pastures were cut at 5 cm height to homogenize and synchronize leaf growth. Leaf appearance, leaf blade and sheath lengths were measured weekly, to estimate leaf lifespan (LLS) and the final leaf length (FLL). Six harvest of leaf blades, from three successive leaf generations (G1, G2 and G3), were performed (~50-60) growing degree days: GDD) along the LLS to obtain recently emerged to pre senescent leaf blade categories. The material was dried and analyzed for NDF and incubated *in vitro* for 24 h (Daisy, ANKOM tech.) to estimate the iNDF, DMD and DMDeg. Exponential negative functions were fitted (NLIN procedure of SAS) between NDF and iNDF content with GDD along LLS. Further, lineal functions (REG procedure of SAS) were used to study the relationship of both variables with FLL and with DMD and DMDeg. Parameters were analyzed with the MIXED procedure of SAS and Tukey test ($p < 0.05$) for mean comparisons was used. The average leaf blade length was 458 ± 17 mm in Rhodes grass and 68 ± 13 mm in Pangola grass. The FLL of the former increased between successive leaf generations while not varying in the latter. In both species the accumulation of NDF and iNDF with GDD was described by a negative exponential saturation curve. In Pangola the asymptote value for the NDF was in average 47% and for iNDF 30%. In Grama grass, the asymptote value for NDF and iNDF increased between leaf generations (NDF= 46; 50 and 56%; iNDF= 40; 44 and 49% for G1, G2 and G3, respectively). The NDF remained unchanged in both species after ligulae appearance (phase of leaf maturation). However, while in Pangola grass the iNDF did not change during the LLS, it increased in leaf blades of Rhodes grass during leaf maturity, even when the FLL was achieved. In Rhodes grass both variables were positively associated between them, and negatively related with DMD and DMDeg. It is concluded that leaf length was an important determinant of the nutritive quality of the tropical species under study, due to its effect on the indigestible NDF accumulation, which was negatively associated with the DM digestibility or the DM degradability.

Key words: tropical grasses, ontogeny, Rhodes grass, Pangola grass, forage quality, leaf size.

Introducción

Durante el crecimiento de una gramínea hay acumulación de tejidos de sostén y cambios en la organización interna de la pared celular que hace que el forraje se torne menos digestible (Mertens, 1993; Wilson y Mertens, 1995). Ello ocurre en las láminas, vainas y tallos de todas las especies forrajeras como una respuesta física para evitar el colapso estructural de la pastura durante la acumulación de biomasa (Lemaire y Gastal, 1997). Las estructuras indigestibles en las forrajeras, como en otras plantas, son parte del soporte funcional necesario para captar luz (Wilson, 1993), transportar agua (West et al., 1999) y resistir las acciones del viento y otros factores ambientales (Niklas, 1998). El mismo está formado por un complejo arreglo arquitectónico de paredes celulares en distintos tejidos (Wilson, 1993), que conforman la fracción fibrosa del forraje, las cuales juegan un rol central en los cambios en la calidad nutritiva de las forrajeras (Groot y Neuteboom, 1997). Estos cambios se pueden evaluar a través de las variaciones en el contenido de fibra en detergente neutro (FDN) y de la pérdida de su digestibilidad (FDN indigestible: FDNi).

La razón por la cual las plantas aumentan su capacidad de sostén, o lo que es lo mismo, que determinan que la FDN se vuelva menos digestible, es poco conocida (Mertens, 1993; Van Soest, 1993). No obstante, las evidencias indican que se forman progresivamente barreras químicas y físicas que afectan la penetración de los microbios ruminales (Engels, 1989; Chesson, 1993; Wilson y Mertens, 1995).

El efecto de la acumulación de estructuras indigestibles en la calidad nutritiva de las láminas foliares de distintas especies está escasamente investigado. Su estudio es importante porque las láminas conforman la fracción de la biomasa forrajera de mayor digestibilidad (Hacker y Minson, 1981), cuya importancia en la selección y consumo voluntario de los animales en pastoreo es bien reconocida (Laredo y Minson, 1973; Chacon y Stobbs, 1976). Tampoco se dispone de suficiente información acerca de los cambios de calidad nutritiva de las láminas dentro del

mismo estado vegetativo y de las diferencias entre especies. Los trabajos existentes indican que su digestibilidad disminuye progresivamente desde la emergencia fuera del tubo de vainas (Groot y Neuteboom, 1997), desde la base hacia la punta de la lámina (Hirata, 1999) y con el aumento de tamaño de la vaina (Duru y Ducrocq, 2002). Con respecto a este último punto Wilson (1993) plantea que las plantas más bajas producirían forraje de mayor calidad que las altas, pero esto no ha sido demostrado.

Lo expuesto precedentemente lleva a suponer que el porte o tamaño potencial de un genotipo definiría, en alto grado, la proporción de "tejido estructural" (FDN y FDNi). El proceso de crecimiento y la arquitectura de las plantas se vincula con la calidad nutritiva del forraje, ofreciendo un marco conceptual novedoso para desarrollar estudios orientados a predecir la evolución de la calidad nutritiva en las gramíneas, interpretar eventuales diferencias entre especies de diferente hábito de crecimiento y evaluar el impacto de manejos que alteren la contribución de tejidos de diferente edad y tamaño, dentro y entre especies forrajeras. En este marco conceptual se llevó a cabo el presente experimento, con el objetivo de estudiar la evolución del contenido de FDN y FDNi en función de la edad y longitud de láminas foliares de generaciones sucesivas de hojas de dos gramíneas C₄ (Pasto Pangola y Grama Rhodes) de diferente hábito de crecimiento y tamaño foliar. Adicionalmente, se analizó la relación entre el contenido de FDN y su digestibilidad, y entre la degradabilidad y digestibilidad de la materia seca (MS) y la digestibilidad de la FDN.

Materiales y Métodos

Sitio y período experimental

El ensayo se llevó a cabo en la primavera del año 2006 (28/11/06 al 22/12/06) en la EEA Balcarce del INTA (37° 45' LS, 58° 17' LO y 130 m snm). Las especies utilizadas fueron Grama Rhodes (*Chloris gayana*) cv. Finecut y Pasto Pangola (*Digitaria decumbens*). Las plantas fueron traídas en cajas térmicas

desde las EEA's Leales y El Colorado del INTA, respectivamente, y trasplantadas (06/08/06) a dos bateas por especie, de 1 m de ancho por 1,80 m de largo y 1 m de profundidad. Ambas especies crecieron en invernáculo en condiciones no limitantes de disponibilidad de agua, nitrógeno y fósforo. Una vez implantadas se realizaron dos cortes de enraizamiento a 5 cm del suelo, el primero el 06/10/06 y el segundo el 28/11/06.

Condiciones climáticas

Se registró la temperatura diaria con termómetro de máxima y mínima dentro del invernáculo. Con los registros de temperaturas medias ($29,2 \pm 3,3$ °C) se calculó la vida media foliar (VMF) y los grados días de crecimiento (GDC), utilizando una temperatura base de 8 °C para Pangola y 12 °C para Grama.

Muestras

Durante el estado vegetativo se midió en 15 macollos marcados por especie la longitud de lámina verde o longitud foliar final (LFF = lámina visible fuera del tubo de vainas), la longitud de las vainas, la tasa de aparición de hojas y la VMF, con una frecuencia aproximada de una a dos veces por semana. Para esta última variable se consideró al intervalo de tiempo térmico entre la fecha de aparición foliar y la fecha en la que comenzó la senescencia. La VMF se calculó en unidades de GDC, restando a la temperatura media diaria la temperatura base de crecimiento correspondiente a cada especie.

Para vincular parámetros de calidad de la lámina foliar con la ontogenia se realizaron seis cosechas de 800 macollos cada una, durante un período de 21 días, obteniéndose con una frecuencia de aproximadamente 50-60 GDC las láminas de igual longitud y estado ontogénico. El material se colocó en bolsas de polietileno en nitrógeno líquido y se mantuvieron en una caja térmica hasta su traslado al

laboratorio, donde fueron conservadas en freezer hasta su procesamiento.

Procesamiento de las muestras

Los macollos se descongelaron a temperatura ambiente y las láminas se separaron en 5 categorías de edad: (1) emergente, (2) en elongación, (3) recientemente expandidas o con lígula, (4) adultas y (5) adultas previo al inicio de la senescencia (C1 a C5, respectivamente). El procedimiento abarcó un ciclo completo de rebrote, hasta alcanzar la acumulación techo de biomasa de forraje, e incluyó 3 generaciones sucesivas de hojas (G1, G2 y G3). Durante la separación el material se mantuvo sobre una bandeja con hielo. Las láminas C1 y C2 se cortaron a nivel de lígula de la hoja expandida anterior y las restantes (hojas adultas) a nivel de su propia lígula.

Análisis de laboratorio

Las láminas fueron liofilizadas hasta peso constante (liofilizador Chriss 336) para la determinación de la MS y molidas a un 1 mm (molino Ciclotec Sample Mill 1093) para los análisis de laboratorio. Muestras de 250 mg MS se incubaron en bolsas F57 (ANKOM Technology) por 24 horas en un incubador Daisy^{II} (ANKOM Corp., Fairport, NY, EEUU) para medir los siguientes parámetros:

- Degradabilidad *in vitro* de la MS (DegMS): (MS incubada-MS residual)/MS incubada
- Digestibilidad *in vitro* verdadera de la MS (DVMS): (MS incubada-FDN residual)/MS incubada
- Digestibilidad *in vitro* de la FDN (DFDN): (FDN incubada-FDN residual)/FDN incubada
- FDN indigestible *in vitro* (FDNi): FDN residual/FDN incubada.

El contenido de FDN se determinó con un analizador de fibra ANKOM 200/220 siguiendo el procedimiento de Van Soest et al. (1991).

Análisis estadístico

Para la comparación del contenido de FDN y FDNi con los GDC, se ajustó en ambas especies una función de saturación exponencial negativa (Groot y Neuteboom, 1997):

$$y = a (1 - \exp^{-b(x-c)}),$$

donde y = %FDN o %FDNi; "a" = valor de la asíntota; "b" = tasa constante por GDC; "x" = GDC y "c" = intersección de la curva en el eje x. En el análisis de dicha función se utilizó el Proc NLIN de SAS (2001).

La relación entre el contenido de FDN y FDNi con la LFF se analizó por regresión lineal ($y = a + bx$). El mismo modelo se utilizó para estudiar la relación entre la DFDN y el contenido de FDN, y entre la DegMS o DVMS con la DFDN. Estos análisis se hicieron utilizando el Proc REG de SAS (2001).

Los parámetros de las funciones expresadas se analizaron a través del Proc MIXED de SAS (2001), según un diseño completamente aleatorizado con dos repeticiones por especie, empleando la prueba de Tukey ($p < 0,05$) en la comparación de medias.

Resultados

Vida media foliar y longitud foliar final

En la Figura 1 se presenta la evolución de la LFF a lo largo de la vida de las tres generaciones de hojas. No se detectó interacción significativa generación x especie. En Grama la LFF aumentó en las generaciones sucesivas y su promedio (458 ± 17 mm) fue aproximadamente 7 veces mayor que el de Pangola (68 ± 13 mm). En cambio, la VMF de Pangola (500 ± 14 GDC) fue 1,6 veces mayor que la de Grama (320 ± 13 GDC).

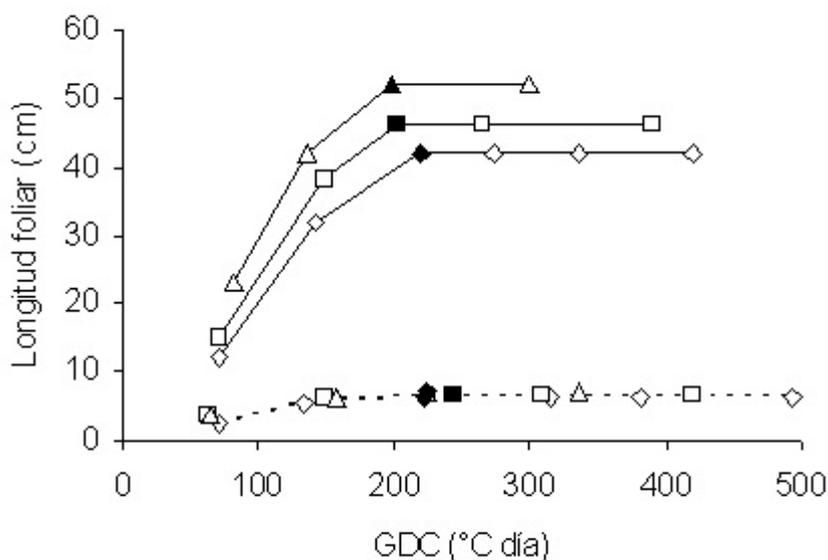


Figura 1: Longitud de lámina visible (cm) de tres generaciones foliares (G1:◇, G2:□ y G3: Δ) de dos gramíneas megatérmicas de diferente porte y longitud foliar en función de los grados días de crecimiento (GDC). Los símbolos llenos indican aparición de la lígula.

Figure 1: Visible leaf blade length (cm) of three leaf generations (G1: ◇, G2: □ y G3: Δ) of two tropical grasses of different growth habit and leaf length in relation to the growing degree days (GDD). Close symbols denote ligulae appearance.

Contenido de FDN y FDNi durante la vida foliar

El patrón de acumulación de FDN y FDNi, analizado con una función exponencial de saturación, mostró diferencias entre especies (Cuadro 1 y Figura 2). En Pangola no se detectaron incrementos significativos en estos parámetros durante toda la VMF. En Grama, en cambio, hubo un aumento significativo en la acumulación de FDN durante el período de elongación foliar (previo a la aparición de la lígula), para luego permanecer estable durante el resto de la VMF, es decir en la madurez de la lámina (posterior a la aparición de la lígula). Por su parte, la FDNi de Grama aumentó durante toda la VMF, alcanzando niveles máximos progresivamente mayores entre generaciones de hojas sucesivas.

En Pangola el contenido de FDN (46-48%) y FDNi (29-32%) no mostró diferencias entre generaciones de hojas, mientras que en Grama estos parámetros se incrementaron entre generaciones de hojas sucesivas. La

FDN aumentó de 46% en la G1 a 56% en la G3, y la FDNi de 40 a 49%, respectivamente (Cuadro 1).

El contenido de FDN al momento de emergencia de las láminas fuera del tubo de vainas fue similar en ambas especies, con un valor promedio de 45%. Esta FDN fue altamente digestible (75-80%), ya que la FDNi de las láminas emergentes se ubicó en el rango de aproximadamente 20-25% (Figura 2).

Acumulación de FDN y FDNi en función del largo foliar final

Considerando ambas especies en conjunto, hubo una relación lineal significativa entre la acumulación de FDN y el LFF en las generaciones 2 y 3, pero no en la G1 (Cuadro 2). Si bien esto significa que al aumentar el LFF aumentó el contenido de FDN, no se encontraron diferencias ni en el intercepto ni en la pendiente entre generaciones de hojas, siendo el R^2 del modelo lineal, promedio de las tres generaciones de hojas, pobre (0,33).

Cuadro 1: Parámetros de la función exponencial usada para estudiar las variaciones de FDN y FDNi en función de la acumulación de grados días de crecimiento (GDC) de tres generaciones de hojas de Pasto Pangola y Grama Rhodes.

Table 1: Parameters of the exponential function used to study the variations of NDF and iNDF as a function of the accumulated growing degree days (GDD) of three leaf generations of Pangola grass and Rhodes grass.

Variable	Especie	Generación de hojas	Asintota (%)	Tasa (%/GDC)
FDN	Pasto Pangola	G1	46	0,059
		G2	46	0,046
		G3	48	0,051
		Promedio	47	0,050
	Grama Rhodes	G1	46 ^c	0,048
		G2	50 ^b	0,044
		G3	56 ^a	0,029
FDNi	Pasto Pangola	G1	29	0,004
		G2	31	0,003
		G3	32	0,008
		Promedio	30	0,005
	Grama Rhodes	G1	40 ^b	0,015
		G2	44 ^{ab}	0,015
		G3	49 ^a	0,016

a, b, c: Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) por test de Tuckey.

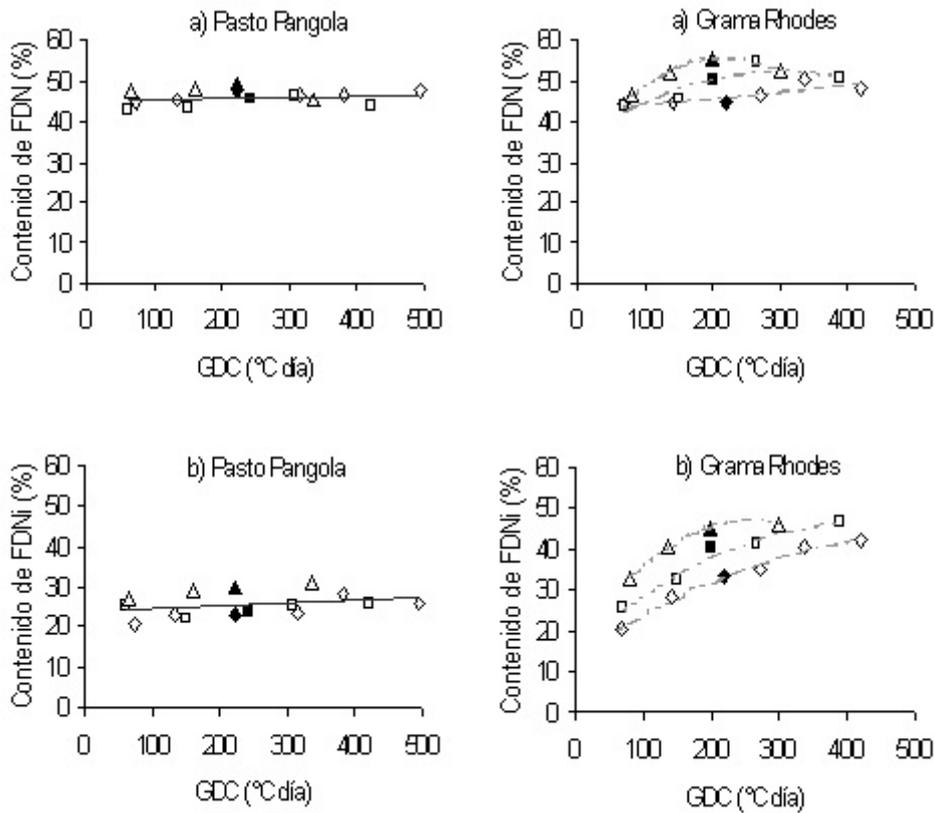


Figura 2: Variaciones del contenido de FDN (a) y FDNi (b) de tres generaciones foliares (G1: \diamond , G2: \square y G3: Δ) de dos gramíneas megatérmicas de diferente porte y longitud foliar en función de los grados días de crecimiento (GDC). Los símbolos llenos indican aparición de la lígula (ecuaciones en Cuadro 1).
Figure 2: Variations in NDF (a) and iNDF (b) content of three leaf generations (G1: \diamond , G2: \square , and G3: Δ) of two tropical grasses of different growth habit and leaf length in relation to the growing degree days (GDD). Close symbols denote ligulae appearance (equations are shown in Table 1).

En cambio la relación entre FDNi y LFF fue significativa en las tres generaciones de hojas y estuvo mejor explicada por el modelo lineal (R^2 promedio = 0,72; Cuadro 2). La tasa de incremento (%FDNi/cm) aumentó entre generaciones sucesivas, aunque sólo fue significativa la diferencia entre la generaciones 1 y 3. No se detectaron diferencias en el valor de la ordenada al origen entre generaciones (Cuadro 2).

El contenido de FDN no aumentó significativamente con el largo foliar considerando en conjunto las longitudes de láminas de ambas

especies. En cambio el contenido de FDNi aumentó al incrementarse el largo de hoja, como se muestra en la Figura 3.

Relaciones entre parámetros de calidad nutritiva

La relación entre el contenido de FDN y su digestibilidad (DFDN) fue diferente entre especies. En Pangola ambas variables no estuvieron asociadas mientras que en Grama hubo una caída lineal de la DFDN con el incremento de la FDN (Figura 4).

Cuadro 2: Relación entre el contenido (%) de FDN y FDNi con la longitud de lámina (cm) en tres generaciones de hoja, agrupando las hojas de Pasto Pangola y Grama Rhodes por generación foliar.
Table 2: Relationship between NDF and iNDF and leaf blade length of three leaf generations, grouping the leaves of Pangola grass and Rhodes grass by leaf generation.

Variable	Generación de hojas	Intercepto (%)	Pendiente (%/cm)	R ²	Significancia del modelo(#)
FDN	G1	44	0,021	0,26	ns
	G2	43	0,110	0,43	*
	G3	47	0,127	0,64	*
	Promedio	44	0,118	0,33	*
FDNi	G1	20	0,295b	0,60	*
	G2	20	0,381ab	0,76	*
	G3	24	0,433a	0,88	*
	Promedio	21	0,402	0,72	*

a, b: Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) por test de Tuckey. (#): * $p \leq 0,05$; ns $p > 0,05$.

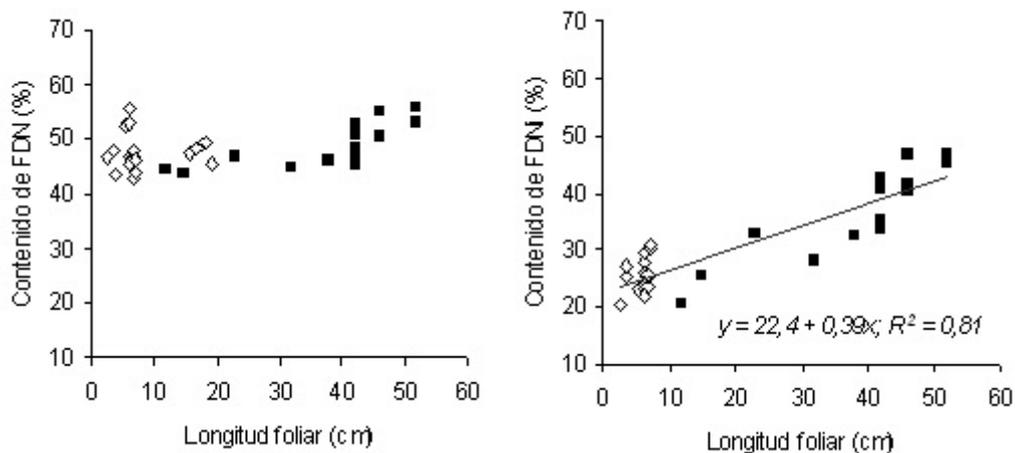


Figura 3: Relación entre el contenido de FDN y de FDNi en función de la longitud foliar, considerando todas las láminas de Pangola (◇) y Grama (■).

Figure 3: Relationships of NDF and iNDF contents with leaf length in the whole set of Pangola grass (◇) and Rhodes grass (■) leaf blade.

La relación entre la digestibilidad (DVMS) o la degradabilidad (DegMS) de la MS con la digestibilidad de la FDN (DFDN) se muestra en la Figura 5. El incremento de la DFDN estuvo positivamente asociada con la DVMS en ambas especies ($R^2 = 0,77$ y $0,93$ para

Pangola y Grama, respectivamente). Con respecto a la relación entre DFDN y DegMS hubo diferencias entre especies (Figura 5). En Grama hubo una asociación positiva ($R^2 = 0,85$) pero en Pangola ambos parámetros no estuvieron relacionados ($R^2 = 0,12$).

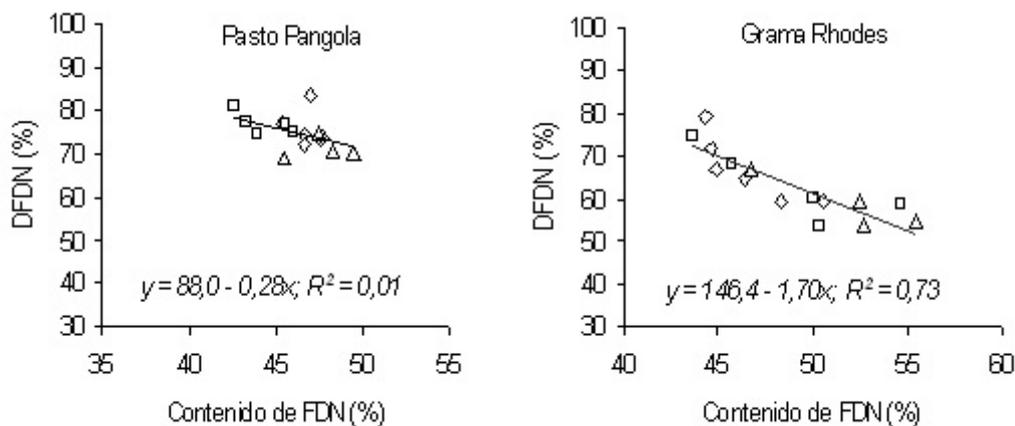


Figura 4: Relación entre la digestibilidad (DFDN) y el contenido de FDN en tres generaciones foliares (G1: \diamond , G2: \square , y G3: Δ) de dos gramíneas megatérmicas de diferente porte y longitud foliar.
Figure 4: Relationship between NDF digestibility (DFDN) and NDF content in three leaf generations (G1: \diamond , G2: \square , y G3: Δ) of two tropical grasses of different leaf length.

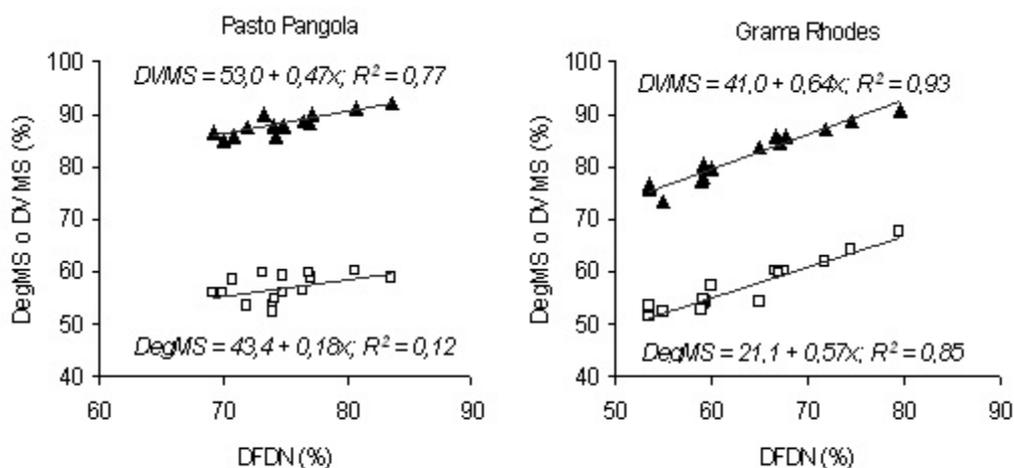


Figura 5: Relación entre la degradabilidad de la MS (DegMS, símbolos vacíos) y la digestibilidad verdadera de la MS (DVMS, símbolos llenos) con la digestibilidad de la FDN (DFDN) de dos gramíneas megatérmicas de diferente porte y longitud foliar.
Figure 5: Relationship between DM degradability (DegMS, open symbols) and DM true digestibility (DVMS, close symbols) with the NDF digestibility (DFDN) of two tropical grasses of different growth habit and leaf length.

Discusión

En este trabajo se estudió la calidad nutritiva del forraje (DFDN, DegMS y DVMS) como consecuencia de la acumulación de estructuras de sostén (FDN y FDNi) en relación a la edad y largo foliar de dos gramíneas C_4 en estado vegetativo. Ambas especies tienen distinto hábito de crecimiento y tamaño foliar. Las hojas de Pangola crecen a partir de un estolón rastrero que tiene la capacidad de generar raíces en los nudos que van desarrollando, son de escasa longitud (68 ± 13 mm) y larga VMF (500 GDC). En cambio las hojas de Grama son erectas, largas (458 ± 17 mm) y de menor VMF (320 GDC). A su vez, las hojas de las generaciones sucesivas de Grama aumentaron de tamaño y las de Pangola permanecieron en la misma longitud (Figura 1).

Hubo diferencias entre especies en la acumulación de estructuras de sostén durante el ciclo de vida de las hojas. En Grama hubo acumulación de FDN y de FDNi a medida que se incrementó la VMF, lo cual indicaría que las láminas de esta especie tuvieron una estructura de sostén más desarrollada. En Pangola, en cambio, no se detectaron aumentos en estos parámetros durante la VMF (Cuadro 1 y Figura 2).

El contenido de FDN en Grama aumentó durante la fase de elongación de la lámina hasta la aparición de la lígula y luego permaneció estable hasta el final de la VMF. Entre generaciones de hojas sucesivas la FDN se incrementó 10% aproximadamente (G1: 46%; G2: 50% y G3: 56%, Cuadro 1). Estos incrementos, si bien resultaron significativos, no fueron de gran magnitud. Ello estaría indicando que el desarrollo de la estructura de sostén de las láminas de mayor longitud no ocurre por acumulación de pared celular (FDN), sino por procesos que tornan más resistente a la misma, como se analizará posteriormente. Por otra parte, la Figura 3 muestra que el contenido promedio de FDN de las hojas no estuvo relacionado con el largo foliar, a pesar de la gran diferencia en longitud de lámina entre especies. Los datos sugieren la existen-

cia de un nivel base de contenido de FDN en las hojas de estas gramíneas C_4 de aproximadamente 45%, independiente del largo foliar.

El patrón de incremento de FDNi con la acumulación térmica (Figura 2) se ajustó a funciones exponenciales negativas en ambas especies, al igual que ocurrió en el experimento de Groot y Neuteboom (1997) en raigrás anual. No obstante, dicha variable no mostró cambios significativos en Pangola. Los valores observados se mantuvieron alrededor de 30%, hecho atribuible a que las láminas que se analizaron ya se encontraban en el techo de acumulación de FDNi. Es importante aclarar que en esta especie no fue posible obtener muestras de láminas recientemente aparecidas, por ser extremadamente pequeñas. En tal sentido, puede suponerse que de haber sido factible muestrear láminas en fases anteriores de crecimiento, se hubiera observado una fase de incremento como ocurrió en Grama. En esta especie, la FDNi aumentó durante toda la VMF hasta alcanzar techos de 40, 44 y 49% en G1, G2 y G3, respectivamente (Figura 2, Cuadro 1). Este patrón es coincidente con lo observado por Groot y Neuteboom (1997) en raigrás anual e indicaría que la pared celular continuó sufriendo cambios importantes durante la fase de maduración foliar. Ellos pueden ser atribuidos a la continua lignificación de las paredes primaria y secundaria de los tejidos de conducción (Engels y Schuurmans, 1992; MacAdam et al., 1996; Jung y Engels, 2002).

Las láminas de Grama tuvieron un contenido promedio de FDNi 50% más alto que las de Pangola, lo cual estaría indicando que la gramínea de hojas más largas tuvo mayor proporción de tejido de sostén. Esto coincide con lo informado por otros autores que encuentran mayor proporción de tejido estructural (esclerenquima, tejido vascular y vaina parenquimática) en una especie de alto porte (*Panicum maximum*), en comparación a una de bajo porte (Pangola) lo cual, a su vez, se asoció a una menor digestibilidad de la primer especie (Masaoka et al., 1991; Wilson, 1993).

El contenido de FDNi estuvo relacionado con la longitud foliar. Como se observa en la Figura 3 los datos presentaron una importante dispersión respecto de la línea de regresión (media de las tres generaciones). Ello se debió a que el contenido de FDNi tendió a incrementarse desde la generación 1 a la 3. La variación no capturada por la regresión general es consistente con el aumento progresivo de la longitud de las láminas ocurrido entre generaciones sucesivas de hojas. El incremento del tamaño entre hojas sucesivas, cuando la cubierta crece progresivamente en altura, se asocia con la caída de la digestibilidad de las láminas foliares (Wilson, 1976). Este fenómeno ha sido atribuido al incremento del grado de envejecimiento de las láminas sucesivas, o al incremento en la longitud de las mismas, al atravesar tubos de vainas progresivamente más largos (Wilson y Laidlaw, 1985; Duru y Ducrocq, 2002). El alargamiento de las vainas implica también un aumento de la zona de crecimiento foliar (Skinner y Nelson, 1995), como respuesta plástica para la generación de hojas de mayor longitud. Esta respuesta fotomorfogenética de las plantas para competir en la captación lumínica dentro de cubiertas densas, tiene como consecuencia una mayor proporción de tejido de sostén para soportar una estructura de mayor magnitud (Lemaire y Gastal, 1997) y, por ende, con más fibra de menor digestibilidad. Este planteo sugiere que, más allá del efecto del envejecimiento, el aumento de tamaño foliar *per se* jugaría un rol directo en la explicación de las variaciones en calidad nutritiva del forraje durante el crecimiento de las plantas.

El estudio de la calidad nutritiva del forraje como consecuencia de los cambios asociados al envejecimiento y largo foliar ofrece un nuevo campo conceptual para la investigación, análisis y comprensión del potencial y limitantes que tienen diferentes especies para ser utilizadas como recurso alimenticio para el ganado. Los resultados resumidos en las Figuras 4 y 5 muestran importantes diferencias entre especies del mismo grupo fotosintético que se consideran, genéricamente, de

baja calidad. En la especie de hoja corta (Pangola) no hubo pérdida de calidad durante toda la VMF porque no hubo acumulación de estructuras de sostén (FDN y FDNi). En cambio, en la especie de hoja larga (Gramma), el incremento de 12 unidades porcentuales de FDN implicó una pérdida de aproximadamente 25 unidades porcentuales de DFDN (Figura 4). Ello concuerda con Mertens (1993), quien postuló que el incremento de FDN debería ir acompañado de una pérdida de su digestibilidad, sin embargo ello no ocurrió en la especie de hoja corta.

El incremento de la DFDN estuvo positivamente asociada con la DVMS en ambas especies ($R^2= 0,77$ y $0,93$ para Pangola y Gramma, respectivamente). Sin embargo, la relación entre DFDN y DegMS solamente mostró una asociación positiva ($R^2= 0,85$) en Gramma y no en Pangola ($R^2= 0,12$). La razón de la falta de asociación entre ambos parámetros de calidad nutritiva en esta última especie puede deberse al escaso rango de variaciones en ambos parámetros, pero se carece de información para un análisis más profundo.

Comentarios finales

Hubo diferencias en los patrones de evolución del contenido de FDN y FDNi con la edad y longitud de las láminas foliares de gramíneas megatérmicas de hoja corta (68 mm, *Digitaria decumbens*) y larga (458 mm, *Chloris gayana*). En la especie de hoja corta ambos parámetros no variaron con la edad foliar, mientras que en la especie de hoja larga cada nueva generación de hojas tuvo mayor contenido de FDN y, particularmente, de FDNi.

No se encontró relación entre el contenido de FDN y la longitud de la hoja, pero el aumento del tamaño foliar estuvo acompañado de mayor proporción de FDNi. La DFDN, contraparte de la FDNi, estuvo negativamente asociada al contenido de FDN y largo foliar, y positivamente con la DVMS y la DegMS.

Los resultados de este trabajo indican que el tamaño foliar define en gran parte la calidad nutritiva de estas gramíneas megatérmicas.

Queda por establecer si esta afirmación se mantiene en una especie de tamaño foliar intermedio, o en una especie de alto porte cuyo tamaño potencial se reduce por defoliación.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado con fondos del INTA (PE AEF2492/2006-2009). Se agradece a la EEA INTA Balcarce y Facultad de Ciencias Agrarias (UNMdP) por el aporte de la infraestructura, personal y supervisión que hizo posible llevar a cabo el proyecto. También por la beca del INTA y por la licencia otorgada por la EEA INTA El Colorado para realizar la Maestría en Producción Animal.

Bibliografía

- Chacon, E. and Stobbs, F.H. 1976. Influence of progressive defoliation of grass sward on the eating behaviour of cattle. *Aust. J. Agr. Res.* 27:709-727.
- Chesson, A. 1993. Mechanistic models of forage cell wall degradation. p. 347-375. *In*: H.G. Jung *et al.* (eds.). Forage cell wall structure and digestibility. ASA, CSSA, SSSA, Madison, Wisconsin, USA.
- Duru, M. and Ducrocq, H. 2002. A model of lamina digestibility of *Orchardgrass* as influenced by nitrogen and defoliation. *Crop Sci.* 42:214-223.
- Engels, F.M. 1989. A cell wall layer limiting digestion in grasses. *Acta Bot. Neerl.* 38:95-96.
- Engels, F.M. and Schuurmans, J.L.L. 1992. Relationship between structural development of cell wall and degradation of tissue in the maize stem. *J. Sci. Food Agric.* 59:45-51.
- Groot, J.C.J and Neuteboom, J.H. 1997. Compositions and digestibility during ageing of Italian Ryegrass leaves of consecutive insertion levels. *J. Sci. Food Agric.* 75: 227-236.
- Hacker, J.B. and Minson, D.J. 1981. The digestibility of plant parts. *Herbage Abstracts.* 51:459-482.
- Hirata, M. 1999. Modelling digestibility dynamics in leaf segments in a grass: a new approach to forage quality changes in a growing plant. *Agric. Sys.* 60:169-174.
- Jung, H.G. and Engels, F.M. 2002. Alfalfa stems tissues: Cell wall deposition, composition, and degradability. *Crop Sci.* 42:524-534.
- Laredo, M.A. and Minson, D.J. 1973. The voluntary intake, digestibility, and retention time by sheep of leaf and stem fractions of five grasses. *Aust. J. Agric. Res.* 24:875-898.
- Lemaire, G. and Gastal, F. 1997. N uptake and distribution in plant canopies. G. Lemaire (ed.). *Diagnosis of the nitrogen status in crops INRA. Station d'Ecophysiologie de plants fourrages*, 1:3-41.
- MacAdam, J.W., Kerley, M.S., Piwonka, E.J. and Sisson, D.W. 1996. Tiller development influences seasonal change in cell wall digestibility of big bluestem (*Andropogon gerardii*). *J. Sci. Food Agric.* 70:79-88.
- Masaoka, Y., Wilson, J.R. and Hacker, J.B. 1991. Selecting for nutritive value in *Digitaria milanjiana* 3. Relation of chemical composition and morphological and anatomical characteristics to the difference in digestibility of divergently selected full sibs, and comparison with *D. eriantha* ssp. pentzii (pangola grass). *Aust. J. Experiment. Agric.* 31:631-638.
- Mertens, D.R. 1993. Importance of the detergent system of feed analyses for improving animal nutrition. *Proc. Cornell Nutr. Conf.* p. 25-36.
- Niklas, K.J. 1998. The mechanical roles of clasping leaf sheaths: evidence from *Arundinaria técta* (Poaceae) shoots subjected to bending and twisting forces. *Annals of Botany* 81:23-34.
- SAS. 2001. SAS/STAT® User's guide (Release 8.0). SAS Inst. Inc., Cary, NC.
- Skinner, R.H. and Nelson, C.J. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Sci.* 35:4-10.
- Van Soest, P.J., Robertson, J. and Lewis, B. 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *J. Dietary Sci.*, 74: 3583-3597.
- Van Soest, P.J. 1993. Cell Wall matrix interactions and degradation. *In*: Forage Cell Wall Structure and Digestibility. ASA-CSSA-SSSA, 667 S. Segoe Rd., Madison, WI 53711, USA. 15:377-395.
- West, G.B., Brown, J.H. and Enquist, B.J. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400:664-667.
- Wilson, J.R. 1976. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. I. Development rate, chemical and dry matter digestibility. *Aust. J. Agric. Res.* 27: 343-354.
- Wilson, R.E. and Laidlaw, A.S. 1985. The role of the sheath tube in the development of expansion.

- ding leaves in *perennial ryegrass*. *Ann. Appl. Biol.* 106:385-391.
- Wilson, J.R. 1993. Organization of forage plant tissues. In: *Forage Cell Wall Structure and Digestibility*. ASA-CSSA-SSSA, 667 S. Segoe Rd., Madison, WI 53711, USA. p. 1-32.
- Wilson, J.R. and Mertens, D.R. 1995. Cell wall accessibility and cell structure limitations to microbial digestion of forage. *Crop. Sci.* 35:251-259.