

## RESPUESTA DEL ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA DE *Panicum coloratum* L. CON DIFERENTE MANEJO DE LA DEFOLIACIÓN

Jouve, Varinia<sup>1@</sup> y Ferri, Carlos<sup>1,†</sup>

<sup>1</sup> Universidad Nacional de La Pampa. Facultad de Agronomía  
@ varijouve@agro.unlpam.edu.ar

Recibido: 18/02/2021  
Aceptado: 10/05/2021

**RESUMEN.** El objetivo fue evaluar la respuesta del área foliar específica (AFE) a distintas combinaciones de intervalo (IC) y altura (AC) de corte sobre cohortes (Co) de macollos de *Panicum coloratum* L. El trabajo se efectuó desde setiembre-marzo, en invernáculo, sobre 81 plantas cultivadas en macetas de PVC y distribuidas en un DCA con arreglo factorial de los tratamientos y medidas repetidas. Los tratamientos incluyeron nueve repeticiones de las combinaciones posibles entre los IC de 2, 4 y 6 hojas.macollo<sup>-1</sup> y las AC de 40, 80 y 120 mm para siete cohortes de macollos. En cada corte, se seleccionaron al azar tres macollos por cohorte y repetición en los que se determinó el área foliar (AF) de la penúltima hoja expandida; las láminas se secaron y pesaron para determinar su peso (PF) y calcular el AFE. Los datos se analizaron mediante ANOVA y se estimó la pendiente y el intercepto de la relación entre (log<sub>10</sub>) PF y (log<sub>10</sub>) AF, con variables dummy para establecer diferencias entre los IC. La variación del AFE en función del IC fue diferente según la AC (interacción IC×AC; p<0,001) y Co (interacción IC×Co; p<0,004). La pendiente de la relación fue de 1,06, 1,11 y 1,18 (R<sup>2</sup>=0,97; p<0,001) para los IC de 6, 4 y 2 hojas.macollo<sup>-1</sup>, respectivamente, mayores (p<0,01) a 1,0 y diferentes (p<0,01) entre sí. Esto indica que el PF incrementó más rápido que el AF al aumentar el tamaño de las láminas. Además, por cada unidad de aumento en AF, el aumento de PF fue mayor con cortes frecuentes (<IC). Sin embargo, la ordenada al origen de -1,46, -1,73 y -2,03 para los IC de 6, 4 y 2 hojas.macollo<sup>-1</sup> indica que la disminución en el IC incrementa el AFE. Se concluye que *P. coloratum* L. presenta plasticidad fenotípica frente a la defoliación. Esto permitiría, al menos en parte, compensar el efecto de la disminución en el crecimiento ante la remoción de área foliar.

**PALABRAS CLAVE:** gramínea C4; intervalo de defoliación; altura de defoliación; plasticidad fenotípica, tolerancia al pastoreo.

**ABSTRACT. Specific leaf area response of *Panicum coloratum* L. with different defoliation management.** The objective was to evaluate the response of the specific leaf area (AFE) to different combinations of cutting interval (IC) and cutting height (AC) on tillers cohorts (Co) of *Panicum coloratum* L. The work was carried out from September-March, in greenhouse, on 81 plants grown in PVC pots and distributed in a DCA with factorial arrangement of treatments and repeated measures. The treatments included nine replications of the possible combinations between the IC of 2, 4 and 6 leaves.tiller<sup>-1</sup> and the AC of 40, 80 and 120 mm for seven cohorts of tillers. In each cut, three tillers were randomly selected per cohort and repetition in which the leaf area (AF) of the penultimate expanded leaf was determined; the leaf blade were dried and weighed to determine their weight (PF) and calculate the AFE. The data were analyzed using ANOVA and the slope and intercept of the relationship between (log<sub>10</sub>) PF and (log<sub>10</sub>) AF were estimated, with dummy variables to establish differences between the IC. The variation in AFE as a function of IC was different according to AC (IC×AC interaction; p<0.001) and Co (IC×Co interaction; p<0.004). The slope of the relationship was 1.06, 1.11 and 1.18 (R<sup>2</sup>=0.97; p<0.001) for the IC of 6, 4 and 2 leaves.tiller<sup>-1</sup>, respectively, higher (p< 0.01) to 1.0 and different (p<0.01) from each other. This indicates that the PF increased faster than the AF as the size of the leaf blade increased. Furthermore, for each unit of increase in AF, the increase in PS was greater with frequent cuts (<IC). However, the ordinate to the origin of -1.46, -1.73 and -

2.03 for the IC of 6, 4 and 2 leaves.tiller<sup>-1</sup> indicates that the decrease in the IC increases the AFE. It is concluded that *P. coloratum* L. presents phenotypic plasticity to defoliation. This will allow, at least in part, to offset the effect of the decrease

**Cómo citar este trabajo:**

Jouve, V. y Ferri, C. (2021). Respuesta del área foliar específica de *Panicum coloratum* L. con diferente manejo de la defoliación. *Semiárida*, 31(2), 63-70.



Jouve, V. y Ferri, C.

in growth due to the removal of the leaf area.

**KEY WORDS:** C4 grass; defoliation interval; defoliation height; phenotypic plasticity; tolerance to grazing;

## INTRODUCCIÓN

El efecto de la defoliación sobre el crecimiento de gramíneas perennes, en general, fue estudiado exhaustivamente considerando diferencias entre especies y condiciones ambientales. No obstante, la información disponible respecto al efecto de diferentes patrones de defoliación sobre la capacidad de rebrote aún es escasa para algunas gramíneas C4, en particular *P. coloratum* L. Esta información se requiere para prescribir acciones eficaces de manejo tanto de la vegetación como de los herbívoros. A su vez, estas acciones de manejo no solo deberían estar orientadas a morigerar las posibles consecuencias perjudiciales del pastoreo, sino también a favorecer la activación de los mecanismos de resistencia al pastoreo de las plantas y mantener la producción primaria y secundaria de modo sostenible.

En las gramíneas, durante su crecimiento vegetativo, los puntos de crecimiento (i.e., meristemas apicales e intercalares de hojas) pueden permanecer intactos por la acción del pastoreo o corte, pero la fotosíntesis y la asimilación de nutrientes pueden disminuir drásticamente (Schnyder et al., 2000). Por lo tanto, la remoción de tejidos fotosintéticamente activos reduce la fuente y el suministro de asimilados a los destinos, tales como las hojas en expansión, estructuras reproductivas u órganos de almacenamiento. En consecuencia, el rebrote, puede depender en gran parte de la tasa con la cual se recupera el área foliar de las plantas defoliadas.

El área foliar específica (AFE) representa la superficie que intercepta la luz por unidad de materia seca invertida y es un determinante importante de la tasa de crecimiento de las plantas (Poorter et al., 2009). En gramíneas, la expansión foliar (flujo de tejidos) y el flujo de asimilados hacia las hojas en expansión son parcialmente independientes (van Loo, 1993), por lo que se podrían esperar cambios en el AFE debidos a la remoción de tejidos. Estos cambios, afectarían el rebrote de las plantas, donde, la

dirección y la magnitud de tales cambios podrían diferir dependiendo de la frecuencia e intensidad de la defoliación.

El objetivo del presente trabajo de investigación fue evaluar la respuesta del área foliar específica, como mecanismo que contribuye al rebrote de *Panicum coloratum* L. var. *coloratum* (especie C4), a distintas combinaciones de frecuencia e intensidad de defoliación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se efectuó en la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Pampa (36° 46' S; 64° 16' W; 210 msnm), con plantas obtenidas de una pastura de mijo perenne (*Panicum coloratum* L. var. *coloratum*) cv Verde establecida en el 2007. La recolección y trasplante se efectuó en el mes de marzo de 2013 y el trabajo se condujo bajo condiciones de invernáculo con el fin de permitir la generación de raíces y el macollaje antes del inicio del período experimental en el mes de setiembre. Se recogieron 81 plantas y de cada una se separaron 15 macollos que se plantaron en tubos de PVC (110 mm de diámetro × 500 mm de alto), rellenos con suelo (haplustol éntico; 4,5 kg) homogeneizado extraído de la capa arable del sitio donde se realizó el ensayo (MO = 1,8 %; P = 32,6 ppm; pH = 6,4). A este grupo de tubos se adicionó otro grupo que actuó de bordura a los efectos de lograr una incidencia lumínica uniforme sobre las unidades experimentales. Los tubos se acondicionaron en invernáculo (25 plantas.m<sup>-2</sup>) y distribuidos según un diseño completamente aleatorizado con arreglo factorial de los tratamientos y medidas repetidas. Los tratamientos incluyeron nueve repeticiones de todas las combinaciones posibles entre tres intervalos (IC; 2, 4 y 6 hojas expandidas por macollo o defoliación frecuente, moderada e infrecuente, respectivamente) y tres alturas (AC; 40, 80 y 120 mm o defoliación intensa, intermedia y laxa, respectivamente) de corte para siete cohortes de macollos. Las plantas crecieron durante el invierno, luego, el 10 de

setiembre se hizo el corte de inicio, a partir del cual se establecieron los tratamientos y se comenzaron las mediciones, efectuándose 6, 3 y 2 cortes para los IC de 2, 4 y 6 hojas por macollo, respectivamente, durante el periodo de evaluación. Los tratamientos de IC se establecieron contemplando un rango lo suficientemente amplio, de manera de incluir una cantidad de hojas por macollo que permitiera compatibilizar una elevada acumulación de biomasa con una adecuada calidad de la misma. Todos los tubos fueron fertilizados con fosfato diamónico (10,5 mg.kg<sup>-1</sup> de suelo) luego del corte de inicio y se regaron a saturación cada tres días durante el periodo experimental. Por otra parte, la temperatura del aire se registró cada 30 minutos, mediante un sensor posicionado a la altura de las plantas en casilla meteorológica, y los datos se almacenaron en data logger. Para determinar el tiempo térmico se utilizó la sumatoria de los grados días (GD) acumulados durante el periodo de evaluación de la siguiente forma:

$$GD = \sum_{i=1}^n T_m - T_b \quad \left| \begin{array}{l} \text{si } T_m \text{ es } < 10, \text{ entonces } T_m \\ \text{es igual a } 10 \end{array} \right.$$

donde: T<sub>m</sub> es igual a (ΣT)/48, T es la temperatura del aire obtenida cada 30 minutos, 48 es la cantidad de registros diarios de temperatura, T<sub>b</sub> es la temperatura base (10 °C), y n es el número de días desde el inicio de las

mediciones. La temperatura base es aquella sobre la que tiene lugar el crecimiento y por debajo de la cual la planta permanece quiescente (Unruh et al., 1996). Se seleccionó la temperatura base de 10 °C por haber sido utilizada por varios autores en trabajos con gramíneas perennes de crecimiento estival (Sanderson y Moore, 1999; Mitchell et al., 2001).

#### Definición del intervalo de corte

Para establecer el intervalo del corte se observó el número de hojas expandidas por encima de la última hoja cortada (Chapman et al., 2011), donde la fracción (0,25; 0,50 y 0,75) correspondiente a la hoja en expansión se estimó en relación con la última hoja expandida (Fulkerson y Slack, 1994). Se otorgó un valor de 0,9 en el caso que la longitud de la hoja en expansión fuese mayor que la de la hoja expandida (Gustavsson, 2011). Esta observación se realizó una vez por semana, sobre tres macollos tomados al azar en cada unidad experimental (27 observaciones por tratamiento). Las fechas de corte y el número medio de hojas se detallan en la Tabla 1.

#### Cohortes de macollos

Al iniciar el ensayo (10 de setiembre), se marcaron con anillos de plástico de un mismo color (C1; primera cohorte de macollos) todos los macollos vivos en cada planta. Luego, cada vez que los macollos alcanzaban las 2 hojas

**Tabla 1.** Detalle de las fechas de corte, grados días acumulados (base 10 °C) y número de hojas por macollo (promedio ± desvío estándar) de *Panicum coloratum* L. para cada intervalo de corte (IC; 2, 4 y 6 hojas por macollo).

**Table 1.** Detail of the cutting dates, accumulated degree days (base 10 °C) and number of leaves per tiller (average ± standard deviation) of *Panicum coloratum* L. for each cutting interval (IC; 2, 4 and 6 leaves per tiller).

IC	----- Fechas de corte <sup>§</sup> -----								Media	
	14/10/13	8/11/13	21/11/13	8/12/13	20/12/13	31/12/13	8/01/14	29/01/14		17/02/14
----- Grados días, base 10 °C -----										
	400	745	950	1218	1505	1776	1938	2412	2834	
----- Número de hojas.macollo <sup>-1</sup> -----										
2	1,79±0,66		2,25±0,87		2,20±0,65		1,95±0,71	1,99±0,53	1,85±0,38	2,00
4		3,86±1,24				4,14±0,86			4,57±1,10	4,19
6				5,79±1,51					5,92±1,68	5,85

<sup>§</sup> El último corte se realizó para la totalidad de las unidades experimentales, con fecha de inicio el 13/02/2014 y se extendió por un periodo de 9 días, para lo cual se conformaron 9 bloques, procesándose uno por día. Por ello, la fecha de este corte se expresa en torno a la fecha media, que correspondió al 17/02/2014.

<sup>§</sup> The last cut was made for all the experimental units, starting on 02/13/2014 and lasted for a period of 9 days, for which 9 blocks were made, processing one per day. Therefore, the date of this cut is expressed around the average date, which corresponded to 02/17/2014.

**Tabla 2.** Fecha de marcado de cada cohorte con anillos, grados días (GD) por hoja y número de hojas por macollo para cada tratamiento, en plantas de *Panicum coloratum* L.

**Table 2.** Marking date of each cohort with rings, degree days (GD) per leaf and number of leaves per tiller for each treatment, in *Panicum coloratum* L. plants.

Intervalo de corte (hojas.macollo <sup>-1</sup> )	Cohorte	Fecha de anillado	GD hoja <sup>-1</sup>	Altura de corte (mm)			
				40	80	120	Media
2	Co1	10-set	---	----	----	----	----
	Co2	10-oct.	230	1,53	1,43	1,79	1,58
	Co3	16-nov.	282	1,68	1,75	1,88	1,77
	Co4	18-dic.	286	2,17	2,05	2,06	2,09
	Co5	6-ene.	230	1,68	1,72	2,16	1,85
	Co6	27-ene.	256	1,85	1,69	2,09	1,88
	Co7	17-feb <sup>§</sup>	264	1,88	1,78	1,82	1,83
Media			258	1,80	1,74	1,97	1,83
4	Co1	10-set	---	----	----	----	----
	Co2	10-oct.	230	1,48	1,47	1,80	1,58
	Co3	7-nov.	162	2,19	2,26	2,37	2,27
	Co4	13-dic.	263	2,10	2,45	2,34	2,30
	Co5	28-dic.	251	1,63	1,44	1,37	1,48
	Co6	21-ene.	233	2,52	2,40	2,12	2,35
	Co7	17-feb <sup>§</sup>	268	2,18	2,18	2,32	2,23
Media			234	2,02	2,03	2,05	2,03
6	Co1	10-set	---	----	----	----	----
	Co2	10-oct.	250	1,43	1,41	1,51	1,45
	Co3	7-nov.	176	2,21	1,72	2,31	2,08
	Co4	4-dic.	201	2,18	2,27	2,13	2,19
	Co5	26-dic.	207	2,60	2,38	2,17	2,38
	Co6	20-ene.	279	2,40	1,72	1,97	2,03
	Co7	17-feb <sup>§</sup>	374	1,69	1,60	1,73	1,67
Media			247	2,09	1,85	1,97	1,97

<sup>§</sup> El último recuento de macollos se realizó para la totalidad de las unidades experimentales, con fecha de inicio el 13/02/2014 y se extendió por un período de 9 días, para lo cual se conformaron 9 bloques, procesándose uno por día. Por ello, la fecha de este recuento se expresa en torno a la fecha media, que correspondió al 17/02/2014.

<sup>§</sup> The last tiller count was carried out for all the experimental units, starting on 02/13/2014 and lasted for a period of 9 days, for which 9 blocks were made, processing one per day. Therefore, the date of this count is expressed around the average date, which corresponded to 02/17/2014.

expandidas por encima de la última hoja cortada, se marcaron los macollos nuevos con anillos de diferente color. Debido a que, el momento elegido para efectuar la marcación (al igual que el corte) fue un estado medio, algunos macollos poseían menos de una o más de dos hojas expandidas. En este sentido, se tomó el criterio de marcar aquellos macollos que poseían por lo menos una hoja expandida. De ese modo se conformaron las sucesivas cohortes (Co1 a Co7; Tabla 2).

### Mediciones foliares

Para estimar el área foliar específica (AFE; mm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>) por cohorte, previo a cada corte se extrajo la penúltima lámina expandida de tres macollos de cada cohorte, sobre las que se determinó el área foliar (areafoliómetro LI-COR, modelo LI 3000 A), luego se secaron (55 °C; 48 h) y pesaron. Los cortes se iniciaron luego de transcurridas tres horas de la salida del sol y sobre láminas de hojas con similar edad, con la finalidad de controlar variaciones en el AFE debidas a la posición de las hojas en la planta, a la edad de éstas luego de completar su expansión y a la síntesis de carbohidratos no estructurales.

### Análisis de los datos

Los datos se analizaron mediante ANOVA y para la comparación de medias se utilizó la prueba LSD ( $\alpha = 0,05$ ). Los valores de área foliar (AF) y peso foliar (PF), correspondientes a cada corte, fueron promediados para así obtener un solo valor durante el periodo de evaluación para cada cohorte. A los efectos de estimar la pendiente y el intercepto de la relación entre (log<sub>10</sub>) PF y (log<sub>10</sub>) AF se aplicó el método de mínimos cuadrados con variables dummy para establecer diferencias entre los IC. Todos los análisis fueron realizados con el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo et al., 2019).

### RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La variación del AFE en función del IC fue diferente según la AC (interacción IC×AC; p<0,001; Tabla 3) y Co (interacción IC×Co; p<0,004; Tabla 4). En términos generales, el

**Tabla 3.** Efecto del intervalo (hojas expandidas por macollo) y de la altura de corte sobre el área foliar específica de *Panicum coloratum* L.

**Table 3.** Effect of the cutting interval and the cutting height on the specific leaf area of *Panicum coloratum* L.

Intervalo de corte	Altura de corte			Media
	40	80	120	
	---- (mg mm <sup>-2</sup> ) ----			
2	29,4 <sup>aA</sup>	26,8 <sup>aB</sup>	26,4 <sup>aB</sup>	27,5
4	23,9 <sup>bA</sup>	23,0 <sup>bB</sup>	22,0 <sup>bC</sup>	23,0
6	19,8 <sup>cA</sup>	19,5 <sup>cA</sup>	18,5 <sup>cB</sup>	19,3
Media	24,4	23,1	22,3	

a, b y c Indican diferencias significativas entre intervalos de corte dentro de cada altura de corte.

A, B y C Indican diferencias significativas entre altura de corte dentro de cada intervalo de corte.

a, b & c Indicate significant differences between cutting intervals within each cutting height.

A, B & C Indicate significant differences between cutting height within each cutting interval.

, incremento del AFE fue favorecido por cortes frecuentes y en las cohortes de macollos jóvenes, siendo menos marcado el efecto de la altura de corte.

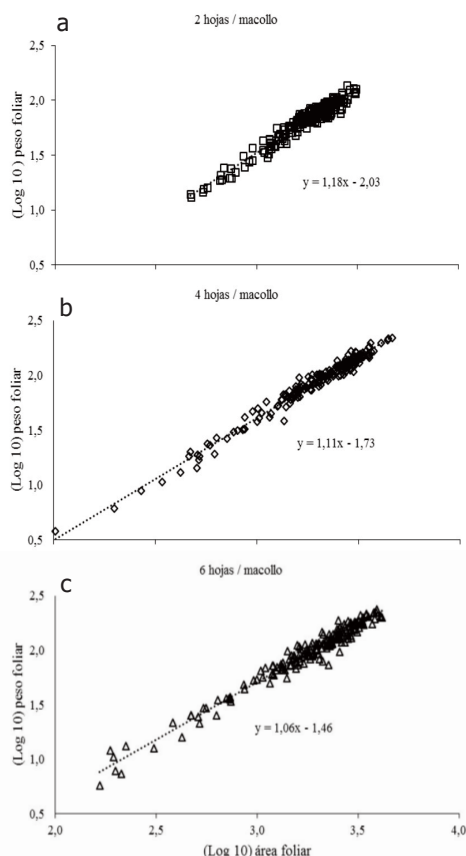
La pendiente de la relación entre el ( $\log_{10}$ ) PF y ( $\log_{10}$ ) AF fue de 1,06, 1,11 y 1,18<sup>a</sup> ( $R^2=0,97$ ;  $p<0,001$ ) para los IC de 6, 4 y 2 hojas. macollo<sup>-1</sup>, respectivamente, mayores ( $p<0,01$ ) a 1,0 y diferentes ( $p<0,01$ ) entre sí (Figura 1). Esto indica que el PF incrementó más rápido que el AF al aumentar el tamaño de las láminas. Además, por cada unidad de aumento en AF, el aumento de PF fue mayor con cortes frecuentes (<IC). Sin embargo, la ordenada al origen de -1,46, -1,73 y -2,03 con, a su vez, mayores pendientes, para los IC de 6, 4 y 2 hojas. macollo<sup>-1</sup> indica que la disminución en el IC incrementa el AFE, en particular, en láminas de tamaño pequeño.

El incremento en el AFE ante defoliaciones frecuentes (Figura 1; Tabla 3) e intensas (Tabla 3), también informado por otros autores (Grant et al., 1981; Wallace, 1981; van Loo, 1993; Temu et al., 2014), estaría relacionado con la dependencia parcial o incompleta de la tasa de elongación foliar con el flujo de asimilados hacia las hojas en expansión (van Loo, 1993).

La defoliación afecta negativa y rápidamente la tasa de asimilación y esto induciría incrementos en el AFE, los cuales serían mayores con defoliaciones más frecuentes e intensas. De esta manera, el área foliar producida por unidad de sustrato invertido se maximizaría y se incrementaría el área foliar para la interceptación de la radiación a igual peso seco de las hojas. Latanzi et al. (2004) describen dos mecanismos que contribuirían a incrementar la relación del área foliar producida por unidad de sustrato importado, luego de una defoliación. Por un lado, el C y N presentes en la zona de crecimiento de las hojas en expansión serían movilizados, induciendo a un balance negativo para ambos elementos. Por el otro, una menor cantidad de biomasa sería depositada durante la expansión y maduración de los tejidos, lo cual incrementaría el AFE del tejido nuevo.

El AFE surge del producto de dos variables, la densidad del tejido foliar (DF) y el espesor de la hoja (EF) (Craine & Towne, 2010; Kitajima & Poorter, 2010), a su vez, la DF está relacionada estrechamente con la concentración de materia seca (MS) de las hojas (Shiple & Vu, 2002). En consecuencia, el AFE se relaciona con la edad de los tejidos y con la variación en la relación entre el material estructural y no estructural (Johnson & Thornley, 1983). Los tejidos jóvenes presentan una baja concentración de MS y de material estructural (Robson & Deacon, 1978), por lo que el peso seco de las hojas para un determinado AF será relativamente pequeño y, en consecuencia, será mayor el valor del AFE resultante. Además, la concentración de material estructural se incrementa con el nivel de inserción de cada hoja (Groot & Neuteboom, 1997) y con el tamaño de las láminas (Ferri et al., 2006), modificando por consiguiente la relación entre el material estructural y no estructural. Esto explicaría, al menos en parte, el menor AFE en la medida que incrementa el IC (Tabla 3) y, por lo tanto, el nivel de inserción de las láminas evaluadas en este estudio (i.e., penúltima hoja expandida).

A su vez, las cohortes de macollos jóvenes, en relación con las viejas o maduras, pueden presentar mayores tasas de crecimiento



**Figura 1.** Relación entre el área y el peso foliar de *Panicum coloratum* L. bajo tres intervalos de corte, a) 2, b) 4 y c) 6 hojas por macollo ( $R^2 = 0,95$ ;  $p < 0,001$ ; raíz cuadrada del error cuadrático medio = 0,05;  $n = 567$ ).

**Figure 1.** Relationship between the leaf area and leaf weight of *Panicum coloratum* L. under three cutting intervals, a) 2, b) 4 and c) 6 leaves per tiller ( $R^2 = 0.95$ ;  $p < 0.001$ ; root mean square error = 0.05;  $n = 567$ ).

asociadas a mayores tasas de aparición y elongación de hojas (Montagner et al., 2011; Paiva et al., 2011). Esta modificación en la expresión morfo-genética de los macollos jóvenes aumentaría el número de hojas y longitud de lámina acumulada por macollo, aumentando la participación del área foliar de estos macollos en el total de la planta, lo cual aumentaría el área foliar para generar fotosíntesis. Este mayor crecimiento, registrado en los macollos jóvenes, podría explicarse, por

un lado, por un aumento en el área foliar producido por unidad de sustrato invertido (i.e., >AFE), tal como lo evidencia el presente estudio (Tabla 4), en particular, bajo defoliaciones frecuentes e intensas. Por otro lado, los macollos jóvenes tendrían una mayor capacidad de fotosíntesis (Paiva et al., 2011), la cual disminuiría al avanzar la edad de las hojas, de acuerdo a lo observado por Kitajima et al. (1997) en plantas tropicales. Sin embargo, algunos autores (Peri et al., 2003) sostienen que existen escasas evidencias que relacionen los cambios en la capacidad de fotosíntesis, producto del envejecimiento de los macollos, con cambios morfológicos, anatómicos y fisiológicos en las hojas.

Además, las cohortes de macollos jóvenes, con respecto a maduras o viejas, podrían presentar el meristemo apical menos elevado y cercano a la superficie del suelo. Esto determinaría, para una misma altura de corte, una cantidad menor de área foliar removida (o un mayor remanente) y disminuiría la distancia a recorrer por cada hoja nueva antes de aparecer, disminuyendo la longitud final de las láminas (Lemaire & Chapman, 1996; Duru & Ducrocq, 2000). Por lo tanto, los resultados sugieren que la edad de los macollos puede ser un determinante importante de la respuesta morfo-genética de *P. coloratum* y que, el envejecimiento de los macollos, determinaría una disminución progresiva del crecimiento. En consecuencia, las estrategias de manejo (e.g., frecuencia e intensidad de la defoliación) deberían orientarse a favorecer el recambio de los macollos, dado que los macollos jóvenes presentarían tasas de crecimiento mayores.

La capacidad de una especie de aumentar el AFE, en respuesta a la defoliación, determinaría una rápida expansión foliar y, con ello, la tasa o magnitud del rebrote (Caldwell et al., 1981), lo que, a su vez, aumentaría su tolerancia a la defoliación y habilidad competitiva. Sin embargo, bajo defoliaciones infrecuentes (cuando la disponibilidad de foto-asimilados es abundante) la disminución en el AFE podría resultar ventajoso (Van Loo, 1993). Es así que, dicha reducción en el AFE reflejaría la capacidad para mantener o



Respuesta del área foliar específica de *Panicum coloratum* L. con diferente manejo de la defoliación

**Tabla 4.** Efecto del intervalo de corte (hojas expandidas por macollo) y de la cohorte de macollos sobre el área foliar específica de *Panicum coloratum* L.

**Table 4.** Effect of cutting interval (leaves expanded per tiller) and tiller cohort on the specific leaf area of *Panicum coloratum* L.

Intervalo de corte	Cohortes de macollos							Media
	1	2	3	4	5	6	7	
	---- (mg mm <sup>-2</sup> ) ----							
2	25,0 <sup>aE</sup>	25,6 <sup>aD</sup>	26,7 <sup>aCD</sup>	26,3 <sup>aCD</sup>	27,3 <sup>aBC</sup>	28,5 <sup>aB</sup>	33,5 <sup>aA</sup>	27,5
4	23,0 <sup>bB</sup>	22,6 <sup>bBC</sup>	22,1 <sup>bBC</sup>	21,4 <sup>bC</sup>	21,3 <sup>bC</sup>	23,2 <sup>BC</sup>	27,9 <sup>bA</sup>	22,9
6	21,7 <sup>bA</sup>	19,3 <sup>bC</sup>	18,2 <sup>cCD</sup>	19,1 <sup>cBC</sup>	17,7 <sup>cD</sup>	18,7 <sup>cD</sup>	20,2 <sup>cB</sup>	19,3
Media	23,2	22,5	22,4	22,2	22,1	23,5	26,9	

a, b y c Indican diferencias significativas entre intervalos de corte dentro de cada cohorte de macollos.

A, B, C, D y E Indican diferencias significativas entre cohortes de macollos dentro de cada intervalo de corte.

a, b and c indicate significant differences between cutting intervals within each tiller cohort.

A, B, C, D and E indicate significant differences between tiller cohorts within each cutting interval.

aumentar el tamaño del destino o la capacidad de las hojas para ejercer como órgano de almacenamiento e incrementar el peso de la fracción aérea. En consecuencia, esta capacidad de responder en forma diferencial al régimen de defoliación que presentó *P. coloratum* en el presente estudio favorecería tanto, su tolerancia a la defoliación y habilidad competitiva como su capacidad para acumular biomasa.

## CONCLUSIONES

La capacidad de *P. coloratum* para modificar la morfología foliar, por efectos de la defoliación permitiría, al menos en parte, compensar la disminución en el crecimiento por la remoción de área foliar. Dicha capacidad, además, fue modificada por la edad de los macollos en interacción con el régimen de defoliación. Por lo que, las estrategias de manejo de la defoliación deberían promover el recambio de los macollos para aumentar la proporción de aquellos de menor edad, a través de defoliaciones frecuentes.

## BIBLIOGRAFÍA

Caldwell, M. M., Richards, J. H., Johnson, D. A., Nowak, R. S. & Dzurec, R. S. (1981). Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid Agropyron bunchgrasses. *Oecologia*, 50, 14-24.

Chapman, D., Tharmaraj, J., Agnusdei, M. & Hill, J.

(2011). Regrowth dynamics and grazing decision rules: further analysis for dairy production systems based on perennial ryegrass (*Lolium perenne*) pastures. *Grass and Forage Science*, 67, 77-95.

Craine, J. M. & Towne, E. G. (2010). High leaf tissue density grassland species consistently more abundant across topographic and disturbance contrasts in a North American tallgrass prairie. *Plant and Soil*, 337, 193-203.

Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M. & Robledo, C. W. (2019) InfoStat versión 2019. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

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.

Ferri, C., Brizuela, M., Cid, M. & Stritzler, N. (2006). Dinámica de acumulación de láminas foliares y estructura del forraje diferido de *Panicum coloratum* L. *Agricultura Técnica*, 66, 376-384.

Fulkerson, W. & Slack, K. (1994). Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 1. Effect of water-soluble carbohydrates and senescence. *Grass and Forage Science*, 49, 373-377.

Grant, S., Barthram, G. & Torvell, L. (1981). Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne* swards. *Grass and Forage Science*, 36, 155-168.

Groot, J. C. J. & Neuteboom, J. H. (1997). Composition and digestibility during ageing of Italian ryegrass leaves of consecutive insertion levels. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 75, 227-236.

Gustavsson, A. M. (2011). A developmental scale for perennial forage grasses based on the decimal code framework. *Grass and Forage Science*, 66, 93-108.

Johnson, I. R. & Thornley, J. H. M. (1983). Vegetative crop growth model incorporating leaf area expansion and senescence, and applied to grass production. *Plant, Cell & Environment*, 6, 721-729.

Kitajima, K. & Poorter, L. (2010). Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New Phytologist*, 186, 708-721.

Kitajima, K., Mulkey, S. S. & Wright, S. J. (1997) Seasonal leaf phenotypes in the canopy of a tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits. *Oecologia*, 109, 490-498.

Jouve, V. y Ferri, C.

- Lattanzi, F. A., Schnyder, H. & Thornton, B. (2004). Defoliation effects on carbon and nitrogen substrate import and tissue-bound efflux in leaf growth zones of grasses. *Plant, Cell and Environment*, 27, 347-356.
- Lemaire, G. & Chapman, D. (1996). Tissue flows in grazed plant communities. En: J. Hodgson & A. W. Illius (Eds.). *The ecology and management of grazing systems* (pp. 3-36). Wallingford: CAB International.
- Mitchell, R., Fritz, J., Moore, K., Moser, L., Vogel, K., Redfearn, D. & Wester, D. (2001). Predicting forage quality in switchgrass and big bluestem. *Agronomy Journal*, 93, 118-124.
- Montagner, D. B., Nascimento, J. D., Sousa, B. M. L., Vilela, H. E., Euclides, V. P. B., da Silva, S. C., Sbrissia, A. F. & Marciele Neves Carloto, M. N. (2011). Morphogenetic and structural characteristics of tillers of guinea grass of different age and grazing severities. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 40, 2105-2110.
- Paiva, A. J., da Silva, S. C., Pereira, L. E. T., Caminha, F. O., Pereira, P. M. & Guarda, V. D. A. (2011). Morphogenesis on age categories of tillers in marandu palisadegrass. *Scientia Agricola*, 68, 626-631.
- Peri, P. L., Moot, D. J., McNeil, D. L. & Lucas, R. J. (2003). Modelling net photosynthetic rate of field-grown cocksfoot leaves to account for regrowth duration. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 46, 105-115.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I. & Villar R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565-588
- Robson, M. J. & Deacon, M. J. (1978). Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass. II. Changes in the weight and chemical composition of single leaves during their growth and death. *Annals of Botany*, 42, 1199-1213.
- Sanderson, M. A. & Moore, K. J. (1999). Switchgrass morphological development predicted from day of the year or degree day models. *Agronomy Journal*, 91, 732-734.
- Schnyder, H., Schäufele, R., Visser, R. & Nelson, C. J. (2000). An integrated view of C and N uses in leaf growth zones of defoliated grasses. In G. Lemaire, J. Hodgson, A. Moraes, P. C. F. Carvalho & C. Nabinger (Eds.). *Grassland ecophysiology and grazing ecology* (pp. 41-60). Wallingford: CAB International.
- Shipley, B. & Vu, T. T. (2002). Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 153, 359-364. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00320.x>
- Temu, V. W., Rude, B. J. & Baldwin, B. S. (2014). Nutritive value response of native warm-season forage grasses to harvest intervals and durations in mixed stands. *Plants*, 3, 266-283. <https://doi.org/10.3390/plants3020266>.
- Unruh, J. B., Gaussoin, R. E. & Wiest, S. C. (1996). Basal growth temperatures and growth rate constants of warm-season turfgrass species. *Crop Science*, 36, 997-999.
- Van Loo, E. N. (1993). On the relation between tillering, leaf area dynamics and growth of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) [PhD thesis, Wageningen University]. The Netherlands.
- Wallace, L. L. (1981). Growth morphology and gas exchange of mycorrhizal *Panicum coloratum*, a C4 grass species, under different clipping and fertilization regimes. *Oecologia*, 49, 272-278.