

Características estructurales de los rizomas de *Paspalum dilatatum*. Su relación con el crecimiento aéreo y con las variaciones estacionales del clima

Oswaldo R. Vignolio, Pedro Laterra y Oswaldo N. Fernández

Cátedra de Ecología, Unidad Integrada Balcarce FCA - UNMdPIIEEA INTA. C. C. 276, (7620) Balcarce, Argentina

Resumen. *Los objetivos de este trabajo fueron: a) describir los patrones estacionales de variación del volumen de los entrenudos de los rizomas de P. dilatatum y su relación con algunos factores climáticos y b) determinar relaciones alométricas entre el volumen del rizoma y el área de las láminas foliares desarrolladas en él. Plantas sometidas a defoliación mecánica fueron muestreadas mensualmente durante dos años y se determinó el volumen del último entrenudo diferenciado de sus rizomas. El volumen de los entrenudos fue correlacionado con la temperatura, la radiación y el área de las láminas cuyas hojas se originaron en él. El volumen de los entrenudos presentó variaciones en el tiempo, describiendo un patrón estacional que se correlacionó significativamente con la variación de temperatura y radiación. Los entrenudos de menor volumen correspondieron al período otoño-invierno y los de mayor volumen al de primavera-verano. El volumen del rizoma correlacionó significativamente con el área de las láminas foliares producidas en él. El macollaje fue más frecuente en los entrenudos de mayor volumen y en la axila de las hojas de mayor área. Las cicatrices foliares dejadas en los rizomas permitirían establecer el número de hojas y de macollas producidas en un año de crecimiento, tiempo estimado a partir del patrón estacional del volumen de los entrenudos.*

Abstract. *The objectives of this work were: a) to describe the seasonal patterns of internode volume variations of P. dilatatum rhizomes and their relationship with some climatic factors and b) to determine allometric relationships between the volume of rhizome and leaf blade area. Plants subjected to mechanical defoliation were sampled monthly over 2 years and the internode volume of their rhizomes was determined. Internode volume was correlated with temperature, radiation, and leaf blade area originated from the rhizome. Internode volume varied within a single rhizome, describing a seasonal pattern that correlated significantly with the seasonal variation of temperature and radiation. The smallest internodes were found during fall and winter and the largest during spring and summer. Rhizome volume was significantly correlated with leaf blade area during its development. Tillering was more frequent in larger internodes, and in the axil of leaves larger blade area. The foliar scars on the rhizome would allow to determine the number of leaves and tillers during a year of growth.*

Introducción

Paspalum dilatatum es una gramínea rizomatosa que por su alta tasa de crecimiento y buena calidad constituye un importante recurso forrajero de los pastizales naturales de la Depresión del Salado (Itria 1961, Deregibus et al. 1982; Cicardini et al. 1984, Erni 1992). El establecimiento de esta especie a partir de semillas en condiciones naturales es poco frecuente y su dinámica poblacional depende mayormente del desarrollo de macollas por vía vegetativa (Martens 1986, Laterra 1993). Si bien en *P. dilatatum* los rizomas son los órganos que en gran medida garantizan la propagación de la especie en el pastizal, no existe información sobre su patrón de crecimiento estacional y su relación con el

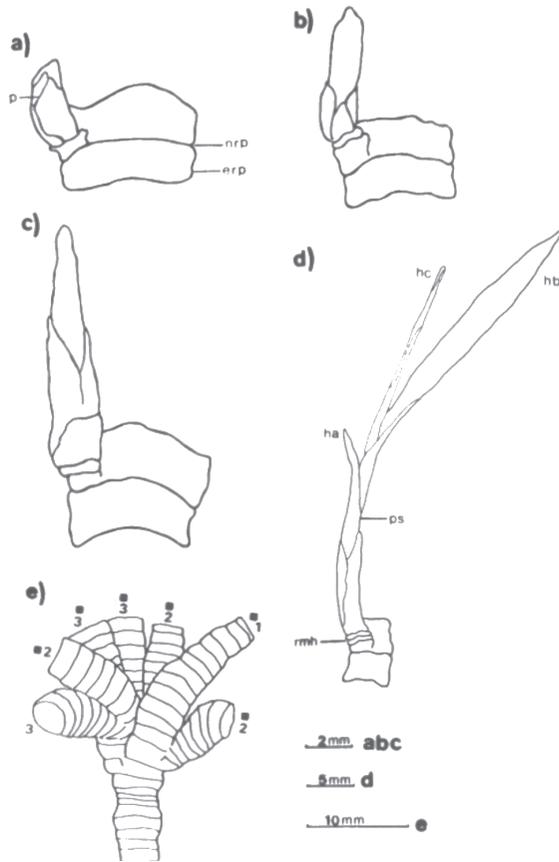


Figura 1. Formación de una macolla a partir del crecimiento de una yema axilar ubicada en un fragmento de un rizoma de *Paspalum dilatatum*. a, b, c y d: estados sucesivos de diferenciación de una yema axilar en macolla. e: complejos de rizomas. Los distintos órdenes de los rizomas son señalados con números. El rizoma de primer orden da origen a los de segundo y estos a los de tercero. Los símbolos (■) indican rizomas con biomasa aérea verde (macolla viva). Abreviaturas: erp: entrenudo del rizoma padre; ha y hb: láminas expandidas; hc: lámina no expandida; nrp: nudo del rizoma padre; rmh: rizoma de la macolla hija; p: pérula; ps: pseudotallo.

Figure 1. Tiller formation from growth of an axillary bud of a rhizome of *Paspalum dilatatum*. a, b, c and d: successive stages of axillary bud differentiation. e: complex of rhizome. The rhizome orders are numbered. From the rhizome of the first order arise those of the second order and so. The symbols (■) indicate rhizomes with green aerial biomass (living tillers). Abbreviations: erp: parental rhizome internodes; ha and hb: expanded leaf blade; hc: non-expanded leaf blade; nrp: parental rhizome node; rmh: daughter tiller rhizome; p: perula; ps: pseudostem.

crecimiento aéreo.

El desarrollo de la macolla en *P. dilatatum* es acrópeto y según la densidad de plantas las macollas pueden diferir en su hábito de crecimiento, desde postrado hasta erecto (Gibson et al. 1992). Las hojas crecen dentro de las vainas de las hojas más viejas y a su vez cubren a las hojas más jóvenes (no expandidas) y al ápice del tallo. La senescencia de las hojas deja cicatrices foliares que definen a los nudos y delimitan a los entrenudos del rizoma. Las hojas se forman de manera opuesta-alternada, y el conjunto de vainas forma un pseudotallo. El macolaje es intravaginal y de ramificación monopodial (Figura 1 a, b, c y d). Los rizomas de *P. dilatatum* están formados por entrenudos que difieren en su morfología, pudiéndose encontrar en un mismo rizoma entrenudos pequeños seguidos de otros más grandes (Figura 1e), (Laterra 1993). Los rizomas normalmente se hallan unidos físicamente formando complejos de rizomas (Figura 1e). En algunas especies rizomatosas la morfología de los nudos y entrenudos varía estacionalmente, lo cual ha permitido establecer el

crecimiento anual del rizoma (Haslam 1969, Noble et al. 1979, Callaghan et al. 1986).

Este trabajo tiene como objetivos: a) describir los patrones estacionales de variación de volumen de entrenudos de los rizomas de *P. dilatatum* y su relación con variaciones estacionales en temperatura y radiación y b) determinar relaciones alométricas entre el volumen del rizoma y el área de las láminas de las hojas originadas en él. Para ello se realizaron tres estudios complementarios.

Materiales y Métodos

Estudio 1. Este estudio tuvo como objetivo determinar los cambios estacionales en el tamaño de los entrenudos de los rizomas de *P. dilatatum* y su correlación con las variaciones de temperatura y radiación. Se delimitó en el parque de la Facultad una parcela de 10 m² donde *P. dilatatum* presentaba alta dominancia. El suelo de dicha parcela correspondió al de un argiudol típico. Durante el período de estudio el canopeo fue mantenido mediante corte mecánico a una altura promedio de 4.4 cm (D. S. = 0.7). Los cortes se realizaron cuando el canopeo alcanzaba una altura media de 7 cm (D. S. = 1.2), siendo la frecuencia de corte de aproximadamente cada 15 días para el período primavera-verano y cada 30 días en el de otoño-invierno. A mitad de cada mes y por un lapso de dos años (1987 - 1989) se tomó al azar un promedio de 32 (D.S.= 7) macollas vivas. Con el objeto de trabajar con rizomas de edades comparables, se seleccionaron aquellos rizomas que presentaban las mismas características que el de primer orden de la figura 1 e. Los rizomas se limpiaron con agua de canilla y, utilizando una lupa de cámara clara, se dibujó el último entrenudo diferenciado (delimitado por dos cicatrices foliares), es decir, el más próximo al ápice. En estos entrenudos se midieron el diámetro (D) y la longitud (L), con los que se calculó el volumen (VE), ($VE = \pi * (D/2)^2 * L$). También se registró la presencia o ausencia de macollas en los entrenudos dibujados. El valor medio del volumen de los entrenudos de cada muestreo se correlacionó con los valores medios de la temperatura del aire (°C) y la radiación global (Kj /m².día). La radiación global fue calculada utilizando la ecuación $RG = RTA (0.18 + (0.55 * H. R.))$, donde RTA es la radiación teórica astronómica media y H. R. es la heliofanía relativa media del mes de muestreo. Los datos climáticos fueron proporcionados por la E.E.A. INTA Balcarce. El porcentaje de entrenudos con macollas se estimó en cada muestreo como el valor que resulta del cociente entre el número de entrenudos con macollas hijas y el número total de entrenudos dibujados.

Estudio 2. Este estudio se realizó con el objeto de caracterizar los patrones de cambio del volumen en los rizomas correspondientes al escaso crecimiento invernal y el activo crecimiento primavero-estival, contribuyendo con la interpretación de los resultados del estudio 1. En septiembre de 1987 se tomaron ocho macollas de *P. dilatatum* del parque y se plantaron en el exterior, en el terreno de la E.E.A. Balcarce del I.N.T.A., manteniendo un arreglo regular de aproximadamente 0.45 x 0.45 m. El suelo correspondió a la misma clasificación que el del estudio 1. Las macollas fueron regadas regularmente los primeros 20 días después de haber sido plantadas. Un año después, se eligieron al azar cuatro plantas entre las ocho establecidas y se marcaron con cable de color un promedio de 12 (D. S.=4) macollas por planta para su posterior identificación. Sobre estas macollas, se siguió la dinámica foliar hasta floración, numerando con tinta china las láminas aparecidas en cada observación. Una vez florecidas las macollas (diciembre de 1987), las matas fueron desenterradas y, sobre un total de 22 macollas marcadas, se determinó el número de entrenudos que se formaron en el período setiembre-diciembre. Esto fue efectuado mediante una lectura retrospectiva de las cicatrices foliares dejadas en el rizoma por las hojas que crecieron durante el período de estudio. Dado que *P. dilatatum* diferencia hojas en el período de invierno, se asumió que los dos entrenudos formados con anterioridad al mes de setiembre, corresponderían al período invernal. Los entrenudos fueron dibujados siguiendo la metodología descrita en el estudio 1 y el volumen de los entrenudos fue analizado estadísticamente. Se consideraron como repeticiones a aquellos entrenudos correspondientes a la misma numeración de hoja.

Estudio 3. Con el objeto de establecer la existencia de relaciones alométricas entre los órganos aéreos

y subterráneos de *P. dilatatum*, se utilizaron los resultados de las plantas testigos correspondientes a un experimento previo. Dichas plantas fueron tomadas de un pastizal de la Reserva 6 del I.N.T.A. Balcarce en el que codominaban *Bothriochloa lugaroides*, *Carex* spp., *Lolium multiflorum*, *Stenotaphrum secundatum*, *Juncus* spp. y *Sporobolus indicus*.

Las plantas fueron clonadas y plantadas a fines de octubre de 1986 en macetas de 3.8 litros. Se utilizó el suelo correspondiente al estudio 2. Se contó con nueve repeticiones. Las macetas permanecieron en el exterior, semienterradas y apoyadas sobre bolsas de plástico de manera de facilitar la salida del agua por el drenaje pero no de las raíces. Las plantas fueron regadas periódicamente durante el período experimental (02/12/86 - 07/04/87).

Sobre un promedio de 10 (S. D. = 4) macollas por planta se realizó el seguimiento de la dinámica foliar, según la metodología descrita en el estudio 2. El área de las láminas producida por la macolla (ALM) se estimó mediante un muestreo no destructivo en el que se midió el largo y el ancho máximo de cada lámina completamente expandida.

El área de cada lámina fue estimada a partir de una ecuación que establece la relación entre el área de la lámina medida con un planímetro digital (Licor modelo 3000) y el producto del largo por ancho máximo de dicha lámina: $ALP = 0.729 (Li.Ai) + 7.68$ ($r^2=0.98$, $n=50$, $p \leq 0.001$), donde ALP es el área (mm^2) medida con el planímetro. El ALM fue correlacionada con el volumen del rizoma (VR) de la misma macolla. El volumen de cada rizoma se determinó mediante la sumatoria del volumen de sus entrenudos, según la metodología descrita en el estudio 1.

Se comparó el área de las láminas que presentaban en la axila una macolla con aquellas que no la presentaban. Se consideraron las macollas marcadas y se determinó para cada planta el área promedio de las láminas con y sin macolla en la axila.

Análisis estadístico. Para el estudio 1, se establecieron correlaciones entre el volumen medio de los entrenudos y la temperatura y radiación. El volumen de los entrenudos correspondientes al estudio 2, se analizaron mediante análisis de la varianza y las medias fueron separadas aplicando test de Tuckey-Kramer, para muestras de distintos tamaños (Sokal y Rohlf, 1981). Para el estudio 3, mediante prueba t de Student se comparó el área de las láminas que presentaban una macolla en la axila con las que no las presentaban. Se trabajó con un $\alpha = 0.05$ por ciento.

Resultados

Los resultados del estudio 1 mostraron que el volumen de los entrenudos de *P. dilatatum* no fueron uniformes en el tiempo, sino que variaron conjuntamente con las variables ambientales consideradas, temperatura y radiación, denotando un patrón estacional (Figura 2a, b). Los valores medios de volumen correspondientes a cada período de muestreo correlacionaron significativamente ($p \leq 0.01$) con los de temperatura ($r=0.597$) y radiación ($r=0.571$). Los entrenudos de mayor volumen correspondieron al período primavera-estival, en tanto que los más pequeños al otoño-invernal. El macolaje fue más frecuente en los entrenudos de mayor volumen y en primavera-verano (Figura 2c).

En el estudio 2, el volumen medio de los entrenudos para el período invierno-principio de primavera ($\bar{x} = 46.4 \text{ mm}^3$, D.S. = 9.9) fue menor ($p \leq 0.05$) que el de mediados de primavera - principio de verano ($\bar{x} = 128 \text{ mm}^3$, D.S. = 25.3). Estos resultados confirman que los entrenudos correspondientes a la salida del invierno son más pequeños que los de verano, lo cual resulta ser consistente con los resultados del estudio 1.

El estudio 3 permitió establecer la existencia de relaciones alométricas entre el volumen del rizoma y la sumatoria de todas las áreas de las láminas producidas en él durante su crecimiento. Siendo la ecuación que explica dicha relación $ALM = 5.996 V + 167.5$ ($r^2=0.73$, $n=89$, $p \leq 0.001$). El área media de las láminas que presentaban en la axila una macolla ($\bar{x} = 653 \text{ mm}^2$, S. D. = 145, $n = 9$) fue mayor ($p \leq 0.05$) que en aquellas que no la presentaban ($\bar{x} = 359 \text{ mm}^2$, S. D. = 89, $n=9$).

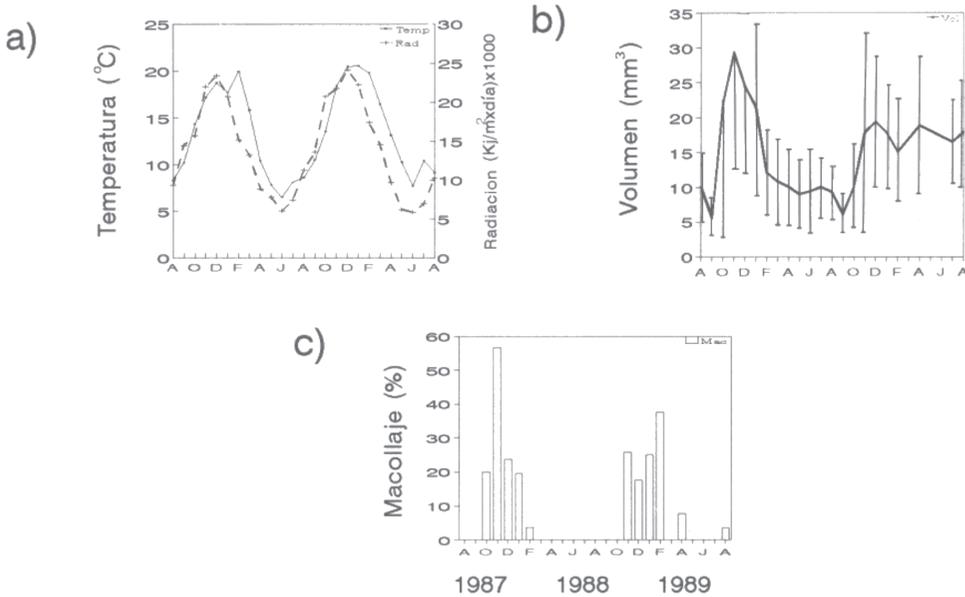


Figura 2. a. Radiación y temperatura media correspondiente al período experimental. b. Variación estacional del volumen de los entrenudos de los rizomas de *Paspalum dilatatum*. c. Frecuencia del macollaje. Las barras verticales en b representan ± 1 D.S.

Figure 2. a. Radiation and mean temperature during the experimental period. b. Seasonal pattern of the volume of rhizome internodes of *Paspalum dilatatum*. c. Tilling. Vertical bars in b are ± 1 D.S.

Discusión

Los cambios morfológicos de los entrenudos de los rizomas de *P. dilatatum* se correlacionaron con los cambios estacionales de temperatura y radiación, y fueron comparables con los cambios morfológicos de los órganos aéreos. Estos resultados son consistentes con la dinámica estacional de hojas y macollas de esta especie. La menor diferenciación y tamaño de hojas en el período invierno-primaveral (Arana et al. 1985, Laterra 1993), se corresponde con el menor volumen de los entrenudos de los rizomas. En otras especies rizomatosas, también se ha observado que los entrenudos que se formaron durante el período invernal fueron más pequeños que los correspondientes al período de activo crecimiento (Haslam 1969, Noble et al. 1979 y Callaghan et al. 1986).

La correlación entre el volumen del rizoma y el área de las hojas originadas durante el verano muestra una correspondencia entre los cambios morfológicos de los órganos aéreos y subterráneos. Dicha correspondencia se debería a que el rizoma se forma con la diferenciación foliar, originada de la actividad de su meristema apical y, por lo tanto, rizomas y hojas no variarían en forma independiente (Grafius 1978).

La correlación entre el tamaño de entrenudos y los cambios estacionales permitiría estimar la edad de algunas especies rizomatosas (Harper y White 1974). De acuerdo con nuestros resultados, los rizomas de *P. dilatatum* podrían brindar información sobre el crecimiento y el número de hojas producido en un año. El crecimiento anual quedaría acotado por los cambios en el volumen de los entrenudos, y el número de hojas por las cicatrices foliares que determinan los nudos. Sin embargo, tales cambios no resultan evidentes todos los años. Durante el período 1987-1988, los rizomas presentaron discontinuidades más evidentes en el volumen de sus entrenudos que entre el período de reposo y el de activo crecimiento correspondiente a 1988-1989.

La mayor frecuencia de macollaje en los meses de primavera-verano que en los de otoño

invierno, resulta ser consistente con los trabajos de Arana et al. (1985) y Laterra (1993). El desarrollo de macollas hijas próximas a las láminas de mayor área podría estar relacionado con el aporte de fotoasimilados. Dichas láminas podrían cubrir las demandas de las macollas hasta hacerse autosuficientes. Yoshida (1972) destaca que la contribución de fotoasimilados por las diferentes hojas en cultivos parecería estar regulada por la proximidad y tamaño de los destinos.

Agradecimientos. Se agradece a María Rosa Desirello, a los revisores que mejoraron el trabajo haciéndolo publicable y a la cátedra de Botánica de la FCA (UNMdP) por la facilitación de material óptico.

Bibliografía

- Arana, S.C., N.H. Mailland, S.I. Alonso, N.O. Maceira y C.A. Verona. 1985. Crecimiento y fenología de poblaciones vegetales en un pastizal natural. Su significado adaptativo. Rev. Invest. Agrop. I.N.T.A. 20:105-134.
- Callaghan, T.V., B.M. Svensson y A. Headley. 1986. The modular growth of *Lycopodium annotinum*. Fern Gaz 13:65-76.
- Circadini, E.E., J.M. Irazoqui y J.R. Orbea. 1984. Curvas de producción y calidad de forraje de 8 ecotipos de pasto miel (*Paspalum dilatatum*). Rev. Arg. Prod. Animal. 4:411-421.
- Deregibus, V.A., U. Doll, E. D'Angela, A. Kropil y A. Fraschina. 1982. Aspectos ecofisiológicos de dos forrajeras estivales de los pastizales de la Depresión del Salado (*Paspalum dilatatum* Poir. y *Bothriocloa lugaroides* D.C.). Rev. Fac. Agr. 3:57-74.
- Erni, A.N. 1992. Digestibilidad y contenido de proteína bruta de especies nativas y naturalizadas de la Depresión del Salado. Tesis Ing. Agr. Fac. Cs. Agr. (UNMdP) - E.E.A. INTA Balcarce. 122 págs.
- Gibson, D., J.J. Casal y V.A. Deregibus. 1992. The effects of plant density on shoot and leaf lamina angles in *Lolium multiflorum* and *Paspalum dilatatum*. Annals of Botany 70:61-73.
- Grafius, J.E. 1978. Multiple characters and correlated response. Crop Sci. 18:931-934.
- Harper, J. L. y J. White. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.
- Haslam, S. 1969. The development and emergence of buds in *Pragmites communis* Trin. Ann. Bot. 330:289-301.
- Itria, C.D. 1961. Identificación de las gramíneas de la provincia de la pampa por sus caracteres vegetativos. Rev. Invest. Agr. 15:1-82.
- Gottlieb, D.L. 1986. The genetic basis of plant form. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 313:197-208.
- Laterra, P. 1993. Plasticidad fenotípica y dinámica poblacional de dos gramíneas perennes (*Paspalum dilatatum* Poir. y *Sporobolus indicas* (L.) R.Br.), en relación a variaciones espaciales y temporales del ambiente. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 125 págs.
- Martens, S.F. 1986. Heterogeneidad espacial y dinámica de una población natural de *Paspalum dilatatum* Poir. bajo pastoreo continuo. Tesis U.N.M.d.P. Fac. Cs. Agr. Balcarce. 68 págs.
- Noble, J. C., D.A. Bell. y J.L. Harper. 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. J. Ecol. 63:983-1008.
- Yoshida, S. 1972. Physiological aspects of grain yield. Ann. Rev. Plant Physiol. 23:437-464.

Recibido 17/9/93

Aceptado 21/9/94