



POLITEXT

Àrea de Biologia i Mineralogia

Gramíneas

Aplicaciones agronómicas

Miquel Pujol Palol



Gramíneas

Aplicaciones agronómicas

Politext 67

Gramíneas

Aplicaciones agronómicas

Miquel Pujol Palol

Primera edición: abril de 1998

Reimpresión: mayo de 2010

Con la colaboración del Servei de Publicacions de la UPC

Diseño de la cubierta: Antoni Gutiérrez

© Miquel Pujol, 1998

© Edicions UPC, 1998

Edicions de la Universitat Politècnica de Catalunya, SL

Jordi Girona Salgado 31, 08034 Barcelona

Tel. 93 401 68 83 Fax 93 401 58 85

<http://www.upc.es/edicions/index.html>

e-mail: edicions@sg.upc.es

Producción: Romanyà-Valls

Pl. Verdaguer, 1

08786 Capellades (Barcelona)

Depósito legal: B-17.046-98

ISBN: 84-8301-251-0

Quedan rigurosamente prohibidas, sin la autorización escrita de los titulares del «copyright», bajo las sanciones establecidas en las leyes, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático, y la distribución de ejemplares de ella mediante alquiler o préstamo públicos, así como la exportación e importación de ejemplares para su distribución y venta fuera del ámbito de la Unión Europea.

A la memòria d'En Josep Llovet i Mont-ros,
l'entrançable senyor Josep

A la Gemma,
per tot

Con motivo de la reimpresión

En el momento de preparar el presente libro para situarlo en mi página web, he incorporado las modificaciones siguientes:

1a. Corrección de pequeños errores, formales e inevitables, del texto.

2a. Presentación todas las fotografías en color.

3a. Incorporación de un índice de conceptos y un índice de especies.

No he revisado el texto para actualizarlo por dos razones: porque habría supuesto, probablemente, elaborarlo de nuevo y porque considero que el texto inicial sigue siendo útil, siempre que se tenga en cuenta que se trata de un trabajo que fue realizado hace unos quince años.

Por esta segunda razón he creído oportuno ofrecerlo en la web libremente para quienes pudieran estar interesados y, al mismo tiempo, he previsto editar unos ejemplares, al poder contar con la ayuda de la tecnología de impresión digital.

Capellades, mayo de 2010

Presentación

Este libro ha sido elaborado pensando en mis alumnos de *Producció de Cereals* y de *Producció de Farratges* y tiene por objeto exponer los conceptos más útiles para conocer, manejar y aprovechar adecuadamente las gramíneas usadas en dichas producciones.

Por la importancia de éstas puede afirmarse que dicha familia botánica, tan evolucionada, diversa y ampliamente adaptada, constituye, en un mundo acosado por el hambre, un pilar básico de la agricultura. Pero el interés de las gramíneas, que cubren el 70 % de la superficie emergida de la Tierra, es mucho mayor que el que se deriva de su explotación por una agricultura intensiva. Las gramíneas que crecen espontáneamente son la base principal de los pastizales de amplias regiones del planeta y cuando se trata de recuperar ambientes degradados las gramíneas son las especies que ofrecen, a menudo, las mayores posibilidades de éxito: para estabilizar las tierras áridas y semiáridas, para evitar la erosión, para rehabilitar los suelos salinos, etc. Por otra parte, las plantas de esta familia botánica tienen una elegancia y una belleza que no posee ningún otro grupo. Su uso para la constitución de céspedes y como plantas ornamentales se extiende rápidamente.

De acuerdo con el objetivo propuesto, el libro se ha estructurado en tres partes. La primera, que sólo abarca el capítulo 1, se refiere a la morfología de las plantas, con el fin de facilitar su conocimiento. Los cinco capítulos siguientes tratan de su ciclo de desarrollo (base para el manejo y el aprovechamiento), de un modo global y sintético en el capítulo 2 y de forma extensa para cada período del mismo en los tres capítulos siguientes; el capítulo 6, último de esta segunda parte, está dedicado al rebrote de las gramíneas perennes. La tercera parte del volumen versa sobre el valor nutritivo de las gramíneas utilizadas como forraje. En ella se han destinado sendos capítulos a estudiar la composición química, la digestibilidad y la ingestibilidad del forraje de las gramíneas. Aunque el capítulo 8, sobre el valor nutritivo de los forrajes, presenta un contenido más genérico, he considerado conveniente introducirlo con el fin de facilitar la exposición ordenada de los conceptos que se utilizan posteriormente.

Para desarrollar los distintos capítulos me he basado en la bibliografía, que es muy abundante, publicada sobre los cereales y las gramíneas pratenses más cultivados en nuestro entorno. Con ello el ámbito de especies de gramíneas cuyo uso tiene interés ha quedado restringido, según lo expuesto más arriba. Extender el estudio a las gramíneas espontáneas aprovechadas como pasto, a las apropiadas para proteger el suelo y a las usadas en la formación de céspedes implicaría profundizar en aspectos de la fisiología de la planta que van más allá de los límites de este trabajo. De hecho, se ha supuesto que el lector posee suficientes conocimientos de fisiología vegetal y animal para comprender los conceptos más inmediatamente relacionados con la producción de los cereales y los forrajes cultivados, en cuyo análisis se ha centrado esta monografía.

Como norma general, he procurado presentar las ideas esenciales relativas a cada apartado de un modo conciso, a menudo esquemático. El texto va acompañado de abundantes gráficos y tablas, que contribuyen a aligerar visualmente la presentación y que han sido seleccionados para subrayar algunas de las principales nociones tratadas. La disposición del texto, con las figuras y las tablas, se ha diseñado de tal modo que cada doble página forme una unidad insertada en el conjunto del apartado o capítulo correspondiente, para facilitar la comprensión.

Las fotografías que acompañan al texto también han sido escogidas para resaltar algunos conceptos importantes, desarrollados más o menos explícitamente en el escrito. Pero, al mismo tiempo, con ellas se muestran todas las especies de gramíneas de mayor interés en nuestra agricultura y se exponen situaciones concretas de la realidad productiva más cercana.

Como último apartado de cada capítulo se incluye la bibliografía utilizada. De este modo se subraya su importancia y se agrupan los principales trabajos sobre el tema desarrollado, aunque algunas referencias deban repetirse en diversos capítulos. Todas las citas bibliográficas se consideran importantes, y por ello han sido específicamente seleccionadas, pero se han destacado con un asterisco aquellas publicaciones que se estiman básicas con relación al tema tratado.

Aunque, tal como G.P. Chapman y W.E. Peat exponen en el prefacio de su excelente libro *An Introduction to the Grasses*, el enfoque tradicional del tema gramíneas, centrado en los cereales y las principales pratenses, debe ser superado, puesto que nuestros estudiantes necesitan tener una perspectiva más global de los problemas de la agricultura, estoy convencido de que el esfuerzo realizado en este estudio será útil para facilitar un aprendizaje concreto. Espero que también permita que los lectores que trabajen su contenido adquieran una perspectiva más universal a partir de una realidad inmediata.

Capellades, diciembre de 1997

Agradecimientos

Al finalizar la elaboración del libro me siento agradablemente deudor de muchas personas que me han ayudado y estimulado a lo largo de la misma y a las que deseo expresar mi profundo agradecimiento.

A mis alumnos de la Escola Superior d'Agricultura de Barcelona (ESAB) de los cursos 1993-1994 a 1996-1997, que han utilizado diversas partes del libro, por su estímulo y sugerencias.

A Juan Piñeiro, del Centro de Investigaciones Agrarias de Mabegondo, y a Conxita Royo y Carlos Cantero, de la Escola Tècnica Superior d'Enginyeria Agrària de Lleida, que corrigieron la primera versión de mi trabajo; a Gil Gorchs, de la ESAB, que revisó versiones posteriores y aportó valoraciones que tuve en cuenta; a Miquel Masip, también de la ESAB, que leyó todo el texto, me permitió contrastar diversos temas, corregir algunos errores y me apoyó eficazmente; a los compañeros de la Facultat de Veterinària de la Universitat Autònoma de Barcelona, que me facilitaron información para el desarrollo de la tercera parte del trabajo; a Frederic Fillat, del Centro Pirenaico de Biología Experimental de Jaca, que revisó el texto y me aportó importantes ideas; a Claret Verdú, Josep Sabaté y Xavier Martínez, de la ESAB, a Alba Puigdomènech y Manel Aragay, del Laboratori Agroalimentari de Cabrils, y a Elena Albanell y Alfred Ferrer, de la Facultat de Veterinària de la UAB, por la revisión de determinados capítulos o apartados de la última versión del texto.

A Gerardo Caja y a Josep Gasa, catedráticos de la Facultat de Veterinària de la Universitat Autònoma de Barcelona, que hicieron posible la redacción de los cuatro últimos capítulos del libro. Al primero, por su apoyo decidido y amistoso y por su orientación en el enfoque de diversos temas, y a Josep Gasa, porque aportó una crítica radical al primer borrador del texto que propició una nueva concepción de todo el libro y porque tuvo la amabilidad de ofrecerme su ayuda y de revisar la última versión.

A Josep M. Serra y Ramon Martí, de Edicions UPC, por sus esfuerzos para resolver los trámites administrativos y hacer posible la edición del libro.

A todos los autores y editores que han permitido utilizar sus gráficos y tablas, sin los cuales no habría podido presentar el libro que había concebido.

Índice

Primera parte. Morfología

1. Morfología de las gramíneas	15
1.1. Aparato vegetativo.	15
1.1.1. Constitución de una gramínea	15
1.1.2. Hojas.	20
1.1.3. Tallos.	22
1.1.4. Sistema radicular.	24
1.2. Inflorescencia	26
1.2.1. La espiguilla.	26
1.2.2. Tipos de inflorescencias.	28
1.3. El grano	31
1.3.1. Características generales.	31
1.3.2. Estructura del grano	33
1.4. Bibliografía.	36

Segunda parte. Ciclo de desarrollo

2. Ciclo de desarrollo y producción.	37
2.1. Descripción general del ciclo de desarrollo.	37
2.2. Los componentes del rendimiento en la producción de grano	39
2.3. Bibliografía	43
3. Período vegetativo	45
3.1. Germinación	45
3.1.1. Descripción	45
3.1.2. Factores.	46
3.1.3. Consecuencias agronómica	48
3.2. Desarrollo de la plántula y producción de hojas	49
3.2.1. Descripción	49
3.2.2. Factores.	51
3.2.3. Consecuencias agronómicas	53
3.3. Ahijado.	54
3.3.1. Descripción	54
3.3.2. Factores.	56
3.3.3. Ciclo anual del ahijado	59
3.3.4. Consecuencias agronómicas	60
3.4. Producción de materia seca durante el período vegetativo.	61
3.4.1. Descripción.	61
3.4.2. Factores	63
3.4.3. Consecuencias agronómicas	67
3.5. Bibliografía	68

4. Período reproductivo	71
4.1. Descripción	71
4.1.1. Fase de iniciación floral	72
4.1.2. Desarrollo de la inflorescencia	73
4.1.3. Acumulación de materia seca	76
4.2. Factores	78
4.2.1. Inducción a la floración	78
4.2.2. Desarrollo de la inflorescencia	80
4.2.3. Acumulación de materia seca	82
4.3. Precocidad de los cultivares	84
4.3.1. Precocidad de espigado	84
4.3.2. Precocidad en el estadio “espiga a 1 cm”	86
4.4. Consecuencias agronómicas	87
4.4.1. Sobre la producción de grano	87
4.4.2. Sobre la producción de forraje	88
4.5. Bibliografía	89
5. Período de formación y maduración del gran	91
5.1. Descripción	91
5.1.1. Acumulación de sustancias de reserva	93
5.1.2. Acumulación de materia seca	96
5.2. Factores	97
5.2.1. Dormancia	97
5.2.2. Formación y secado del grano	98
5.2.3. Acumulación de materia seca	102
5.3. Índice de cosecha	102
5.4. Consecuencias agronómicas	104
5.5. Bibliografía	105
6. El rebrote de las gramíneas	107
6.1. Descripción	107
6.1.1. El segundo ciclo	107
6.1.2. Rebrote de una gramínea cortada durante el período vegetativo	109
6.1.3. Rebrote de una gramínea cortada durante el período reproductivo	112
6.2. Factores	114
6.2.1. Características del rastrojo	114
6.2.2. Factores del medio	115
6.2.3. Efecto del manejo	116
6.2.4. Efecto de la especie	118
6.3. Consecuencias agronómicas	119
6.4. Bibliografía	122

Tercera parte. Valor nutritivo

7. Composición química de las gramíneas	123
7.1. La calidad del forraje de las gramíneas.	123
7.2. Componentes químicos de las gramíneas.	126
7.2.1. Glúcidos citoplasmáticos	128
7.2.2. Materias nitrogenadas	132
7.2.3. Constituyentes de las paredes celulares.	134
7.2.4. Minerales	137
7.2.5. Otros componentes químicos	140
7.3. Métodos de análisis de la composición química de los forrajes.	142
7.3.1. Determinación de las fibras	143
7.3.2. Determinación de la proteína	145
7.3.3. Determinación de los glúcidos no estructurales	146
7.3.4. El método de Cornell	146
7.3.5. La espectrofotometría de reflectancia en el infrarrojo cercano	148
7.4. Bibliografía.	151
8. Valor nutritivo de las gramíneas	153
8.1. Energía.	153
8.1.1. Factores que influyen en las pérdidas de energía de los forrajes	154
8.1.2. Los nuevos sistemas de valoración energética de los forrajes	158
8.1.3. Valor energético del forraje de las gramíneas según el sistema INRA	160
8.2. Proteína	162
8.2.1. Métodos de evaluación del valor proteico de los alimentos para los rumiantes	162
8.2.2. El sistema PDI francés.	166
8.2.3. Variación de la degradabilidad del N en el forraje de gramíneas.	168
8.2.4. Valores proteicos del forraje de las gramíneas.	169
8.3. Bibliografía.	170
9. Digestibilidad de las gramíneas	173
9.1. Digestibilidad de los componentes químicos.	174
9.2. Digestibilidad de los distintos órganos	176
9.2.1. Limbo	176
9.2.2. Vaina.	176
9.2.3. Tallo	177
9.2.4. Inflorescencia	178
9.2.5. Grano	178
9.3. Factores que afectan a la digestibilidad del forraje de las gramíneas	179
9.3.1. Evolución de la composición morfológica del forraje	179
9.3.2. Especie y cultivar	182
9.3.3. Estadio de desarrollo.	183

9.3.4. Influencia de los factores del medio	184
9.3.5. Conservación del forraje.	186
9.4. Evaluación de la digestibilidad de las gramíneas.	188
9.4.1. Gramíneas pratenses	188
9.4.2. Maíz.	188
9.4.3. Cereales de invierno.	189
9.5. Predicción de la digestibilidad del forraje de las gramíneas	190
9.5.1. Estadio y edad de la planta.	191
9.5.2. Fibra bruta.	191
9.5.3. Las fibras de Van Soest	191
9.5.4. Digestibilidad “in vitro”.	194
9.5.5. Digestibilidad “in sacco”	194
9.5.6. Métodos enzimáticos	196
9.5.7. La espectrofotometría del infrarrojo cercano.	197
9.6. Bibliografía	198
10. Ingestibilidad de las gramíneas.	201
10.1. Introducción.	201
10.2. La capacidad de ingestión.	202
10.3. Características de la dieta relacionadas con la ingestibilidad.	203
10.3.1. Digestibilidad	203
10.3.2. Contenido de materia seca	203
10.3.3. Suplementación con concentrado.	204
10.3.4. Deficiencias o excesos de algunos constituyentes de la dieta.	206
10.3.5. Tamaño de las partículas	206
10.4. Factores que afectan a la ingestibilidad del forraje de las gramíneas	207
10.4.1. Especie y cultivar	207
10.4.2. Componentes morfológicos	207
10.4.3. Estadio de desarrollo	208
10.4.4. Factores del medio	209
10.4.5. Conservación del forraje.	210
10.5. Previsión de la digestibilidad de los forrajes.	212
10.5.1. Sistemas para predecir la ingestión voluntaria de alimentos por los rumiantes	212
10.5.2. El sistema INRA de las unidades lastre	214
10.6. Valores lastre del forraje de las gramíneas.	216
10.7. Bibliografía.	218

1. Morfología de las gramíneas

1.1. Aparato vegetativo

1.1.1. Constitución de una gramínea

Una gramínea se desarrolla, en general, en forma de **mata** (figura 1.1), y está compuesta por un conjunto de unidades o elementos más simples: el *vástago principal* y los *hijuelos*. En la figura 1.2 se representan dos matas de gramínea, la primera de ellas en estado vegetativo y la segunda espigada.

Los **hijuelos** pueden considerarse unidades biológicas autónomas, aunque no sean totalmente independientes. Un hijuelo en estado vegetativo está formado por varias hojas, sin que se muestre el tallo, porque se encuentra contraído (figura 1.2 a). Cuando éste se desarrolla, las hojas se disponen dísticamente a lo largo del mismo y aparece una inflorescencia en su extremo superior, según muestra la figura 1.2 b.



Figura 1.1. Mata de arroz durante el período reproductivo.



a) Dactilo



b) Trigo

Figura 1.2. Matas de gramíneas en estado vegetativo (a) y espigada (b), respectivamente (adaptadas de BARLOY y BOUGÉ, 1964, y de MOULE, 1980).



Figura 1.3. Descomposición de una mata de gramínea : VP, vástago principal; V₁, V₂, ... hijuelos; H₁, H₂, ... hojas (adaptada de GILLET, 1980).

En la figura 1.3 se esquematiza la descomposición de una gramínea en sus elementos más simples:

- a) En primer lugar se separan los distintos *vástagos*. Estos pueden ser de orden primario, si nacen en la axila de las hojas del vástago principal (V_1 , V_2 , etc.); de orden secundario, si se originan en un hijuelo primario (V_{1-2} , V_{2-1} , V_{1-3} , etc.); de orden terciario, e incluso de orden superior.

Al separar cada vástago se arrastra la hoja en cuya axila se había formado (H_4 , H_5).

- b) Una vez separados todos los hijuelos, queda el *vástago principal* (VP), constituido por hojas (H_6 , H_7) más o menos desarrolladas, que cubren el **ápice** o zona meristemática a partir de la cual se han diferenciado. En la axila de dichas hojas se encuentran los primordios de nuevos hijuelos (V_6).
- c) Si se descompusiera cualquiera de los hijuelos separados anteriormente, se hallaría la misma estructura: hojas, primordios de hijuelos y ápice.

Los hijuelos nacen, como se ha dicho, en la axila de las hojas y se desarrollan según dos tipos de crecimiento:

- **Crecimiento extravaginal**, si perforan las vainas, como en *Agropyrum repens*, *Agrostis gi-*

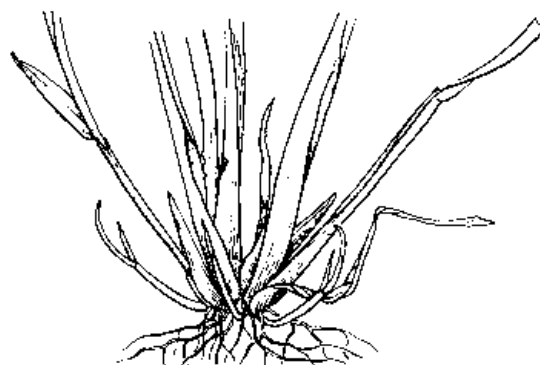


Figura 1.5. Gramínea con crecimiento extravaginal: *Holcus lanatus* (GROUNDS, 1989).

gantea, *Holcus lanatus*, etc. (figura 1.5). Entonces producen *rizomas* (tallos subterráneos, con hojas en forma de escamas) o bien *estolones* (tallos que se extienden sobre el suelo, con hojas bien desarrolladas). En ambos casos, en los nudos de estos tallos se forman raíces y nuevos hijuelos, de modo que pueden dar lugar a plantas independientes. Así, a partir de una sola planta se puede ocupar un gran espacio de suelo, formándose un césped claro, poco denso. Véase la figura 1.18 y el apartado 1.3 de este mismo capítulo.



Figura 1.4. Las gramíneas pratenses desarrollan un gran número de hijuelos. Mata de ballico durante el período vegetativo.

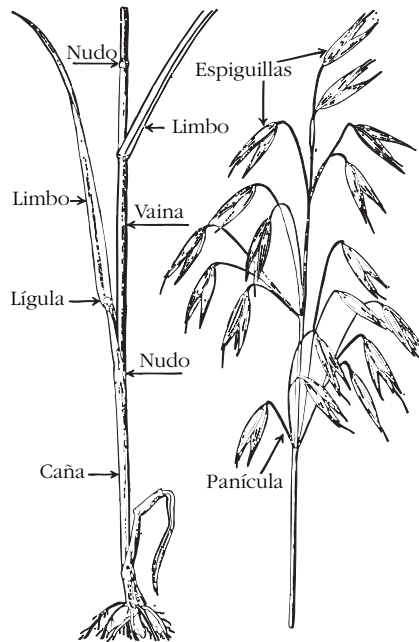


Figura 1.6. Planta de avena, con su tallo desarrollado (adaptada de HUBBARD, 1968).

- **Crecimiento intravaginal**, cuando los hijuelos crecen en el interior de las vainas, tal como sucede en la mayor parte de las especies. Se trata de las plantas cespitosas, como *Festuca ovina* y las diversas gramíneas pratenses de clima templado, que dan lugar a una formación cerrada, densa.

El **vástago** de una gramínea está integrado por un conjunto de unidades (fitómeros) que tienen idéntica estructura, compuesta por nudo, entrenudo, hoja y su correspondiente yema axilar (Moore y Moser, 1995 y figura 1.6). Los **nudos** son las zonas meristemáticas a partir de las cuales se alargan los **entrenudos** (o espacios entre los nudos) y donde se insertan las **hojas**; en la axila de éstas pueden aparecer las **yemas axilares**.

Según la posición que ocupa cada unidad estructural, sus diversos componentes pueden presentar distinto desarrollo. Así:

- En un hijuelo en estado vegetativo, los entrenudos no se han desarrollado, pero sí aparecen las hojas y las yemas axilares correspondien-



Figura 1.7. Tallos de *Alopecurus bulbosus* L. (DELPECH y BERTOLETTI, 1967).

tes, las cuales pueden originar los hijuelos de orden inferior.

- Cuando se desarrolla el tallo, los entrenudos basales generalmente permanecen muy cortos. En algunas gramíneas perennes (*Phleum bulbosum*, *Phalaris aquatica*, *Alopecurus bulbosus*, *Poa bulbosa*, entre otras) se hinchan en mayor o menor medida y acumulan sustancias de reserva (figura 1.7), e incluso pueden dar lugar a nuevas plantas, por crecimiento vegetativo.
- Los entrenudos centrales son los que se alargan hasta constituir la **caña**. Salvo excepciones, como en maíz (*Zea mais*), sorgo (*Sorghum bicolor*) y otras gramíneas tropicales, las yemas axilares correspondientes a estos entrenudos no se desarrollan. En los bambúes y en la caña común (*Arundo donax*) los tallos aéreos pueden producir pequeñas ramas en los nudos, características de cada género.
- La parte superior del tallo se transformará en la **inflorescencia**. En ella los entrenudos per-



Figura 1.8. Diferentes portes durante el encañado en avena (BESNIER ROMERO, 1989, adaptado de VILLENA).

manecen más o menos cortos, las hojas no se desarrollan y las yemas axilares originan las espiguillas.

El **porte** de la planta, durante el período vegetativo, puede mantenerse erecto o más o menos postrado o decumbente (figura 1.8).

En cereales (figura 1.9), esta característica permite diferenciar cultivares; más concretamente, en trigo (*Triticum aestivum*), el porte postrado se asocia a una adaptación a los climas fríos, con objeto de captar mejor la escasa luz del

medio (apartado 2.4.1) durante la primera fase de desarrollo de la planta y de resistir mejor al frío. Los cultivares procedentes de zonas cálidas, en cambio, presentan porte erecto.

En gramíneas pratenses, el porte de la planta favorece la adaptación de ésta a un sistema de explotación u otro: el raigrás inglés (*Lolium perenne*), de porte semipostrado (aunque existen cultivares con diferentes portes), se adapta mejor al pastoreo que a la siega; en cambio, con el raigrás italiano (*L. multiflorum*), de porte erecto, sucede lo contrario.



Figura 1.9. Cultivares de trigo, con presencia de distintos portes, a la salida del invierno (enero de 1988, Torre Marimon, Vallès Oriental, Barcelona).

1.1.2. Hojas

Las hojas constan de dos partes (figura 1.11):

- la **vaina** o parte inferior, que abraza el tallo y que sirve de protección a la yema basal;
- el **limbo** o parte superior, aplanada, cuyo desarrollo varía según la especie, el cultivar y el lugar que ocupa en el tallo.

El limbo y la vaina se unen formando un ángulo, de amplitud variable; en dicha unión aparecen unos apéndices característicos:

- la **lígula** o prolongación de la vaina, que es una membrana en forma de lengüeta y que a veces queda reducida a un flequillo de pelos;
- las **estípulas** o prolongación del limbo, que se sitúan a ambos lados del tallo y pueden abrazarlo.

La presencia o ausencia de lígula y estípulas, así como su forma y características, se utilizan para diferenciar botánicamente las especies de gramíneas en estado vegetativo. Por ejemplo (figura 1.10):

- el trigo presenta lígula y sus estípulas son pequeñas y ciliadas;
- la cebada (*Hordeum vulgare*) tiene lígula, sus estípulas son glabras, más alargadas que en el trigo y abrazan el tallo;



Figura 1.11. Hoja bandera en cebada, cuyo limbo es menos importante que su vaina.

- la avena (*Avena sativa*) tiene lígula, pero no estípulas;
- el centeno (*Secale cereale*) tiene lígula muy pequeña y carece de estípulas;

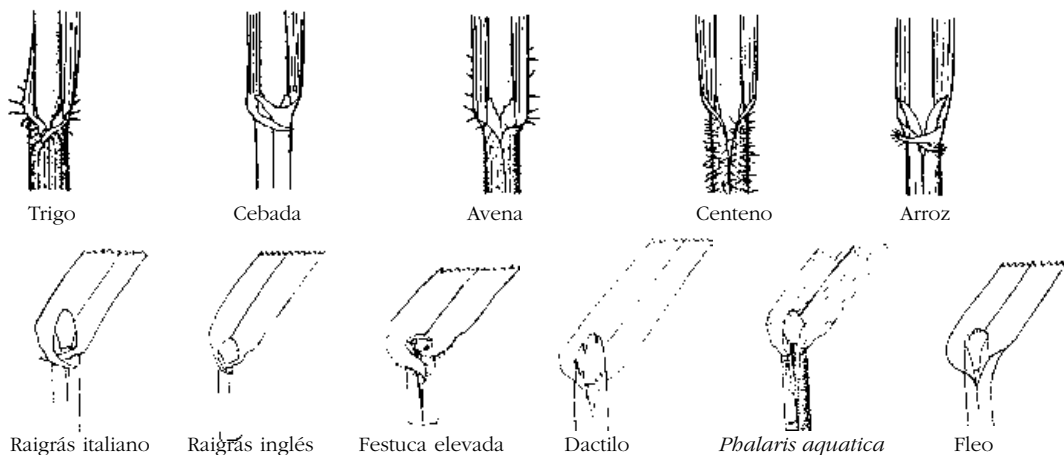
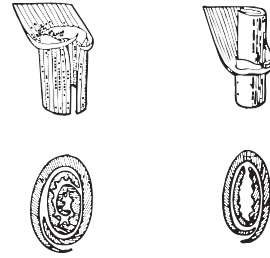


Figura 1.10. Tipos de lígulas y estípulas en las principales gramíneas de interés agronómico (adaptada de BOYELDIEU, 1980 y VILLAX, 1963).



Figura 1.12. Hoja bandera en triticales (*X Triticosecale* Witmatt.).

- el ballico o raigrás italiano tiene lígula bien desarrollada y estípulas glabras, mientras que la festuca elevada (*Festuca arundinacea*) tiene una lígula más reducida y estípulas ciliadas.



Raigrás italiano

Raigrás inglés

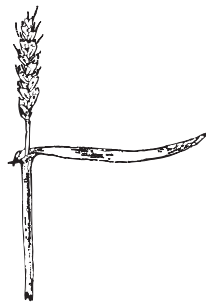
Figura 1.13. Tipos de prefoliación en *Lolium* (HUBBARD, 1968).

Cuando las hojas son jóvenes, los limbos pueden estar plegados (dactilo –*Dactylis glomerata*–, raigrás inglés) o bien enrollados (raigrás italiano, *Phalaris* sp., *Festuca* sp.). Por ello, la **prefoliación** o disposición de las hojas formando un falso tallo constituye otro criterio para la clasificación de las gramíneas pratenses (figura 1.13).

En cereales, la última hoja, que se denomina **hoja bandera** o **banderola**, tiene gran importancia por su contribución al crecimiento de la espiga y llenado del grano y está muy desarrollada en trigo, en triticales (figura 1.12), en avena y en arroz y poco en cebada (figura 1.11). Su disposición, en el momento de desplegarse, puede variar según el cultivar, constituyendo una característica que permite distinguirlos entre sí (figura 1.14).



Hoja bandera erecta



Hoja bandera horizontal



Hoja bandera arqueada

Figura 1.14. Posición de la hoja bandera en trigo (HERVEY-MURRAY, 1980).

1.1.3. Tallos

En la mayor parte de las especies de gramíneas (excepto en caña, bambúes y en las especies estoloníferas, figura 1.18), el desarrollo del tallo se retrasa hasta el período reproductivo.

La estructura del tallo es prácticamente uniforme: entrenudos largos y estrechos y nudos algo más engrosados (figura 1.15). Cuando la planta está madura, los entrenudos pueden ser *buecos* (cebada, avena, algunos trigos) o *llenos* (trigo duro, maíz, sorgo), mientras que los nudos permanecen siempre compactos.

En la estructura interna del tallo de las gramíneas se distinguen: una epidermis pluriestratificada, un parénquima mesófilo interrumpido por la presencia de haces vasculares libero-leñosos dispuestos en uno o dos anillos concéntricos y un parénquima medular (figuras 1.16 y 1.17). Al madurar la planta puede desaparecer este último, se desarrollan columnas de esclerenquima, con células lignificadas, que protegen los haces conductores, y se lignifica parte de la epidermis. Sólo en algunas especies (bambú, caña) se lignifica la totalidad del tejido .



Figura 1.15. Cañas de maíz en las que se destacan los nudos y entrenudos.

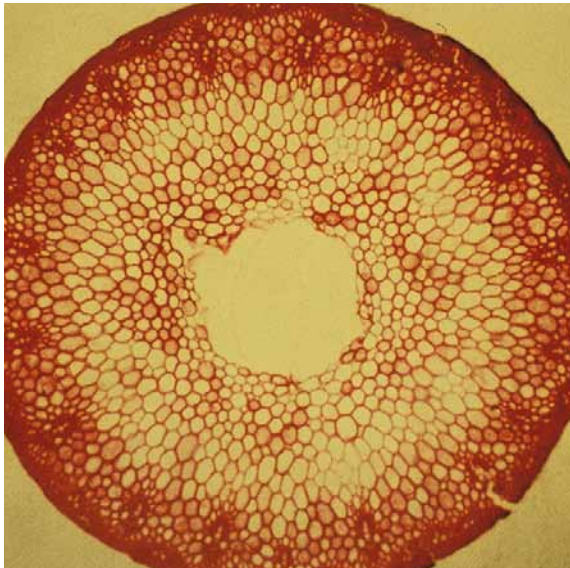


Figura 1.16. Corte transversal de un tallo de trigo que muestra la disposición de los tejidos y la distribución de los haces conductores en dos círculos concéntricos (cortesía de Joan Ricard MERCIER).

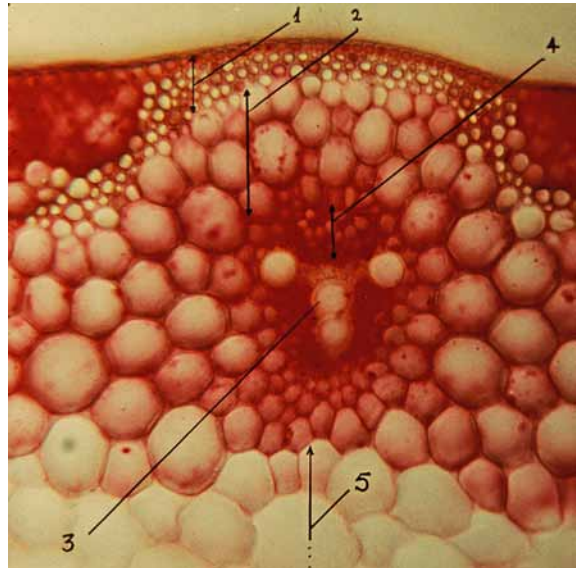


Figura 1.17. Detalle del corte anterior: 1 = epidermis pluriestratificada; 2 = células del parénquima mesófilo; 3 = haz de vasos leñosos; 4 = haz de vasos liberianos; 5 = células del parénquima medular.

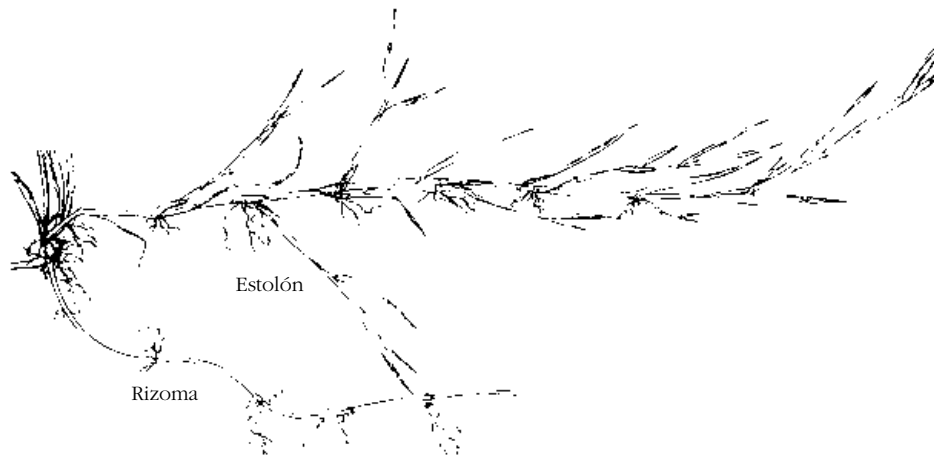


Figura 1.18. Detalle de la base de un tallo de *Agrostis gigantea* Roth., que muestra estolones y rizomas al mismo tiempo. En los nudos de ambos tipos de tallo puede observarse la presencia de raíces adventicias (DELPECH y BERTOLETTI, 1967).

Los tallos de las especies estoloníferas pueden, indistintamente, extenderse sobre el suelo o crecer verticalmente, sobre todo cuando se transforman en reproductivos. En las especies rizomatosas puede suceder que el meristemo apical del rizoma siga creciendo horizontalmente y las yemas laterales produzcan tallos con desarrollo vertical (desarrollo monopodial), o bien que crezcan verticalmente y sean las yemas laterales

las que continúen su desarrollo horizontal (crecimiento simpodial).

El desarrollo de rizomas en algunas malas hierbas (grama –*Cynodon dactylon*–, por ejemplo) dificulta su erradicación. Por otra parte, las especies de crecimiento extravaginal resultan muy útiles para la estabilización de determinados suelos (como es el caso de los taludes) o bien para fijar las dunas costeras (figura 1.19).



Figura 1.19. Las gramíneas con crecimiento extravaginal son las primeras especies que colonizan las dunas litorales: *Ammophila arenaria* (L) Lind., en Empúries (Girona).

1.1.4. Sistema radicular

La raíz de las gramíneas es *fasciculada* y, en general, se considera poco profunda.

La profundidad máxima del sistema radicular varía según las especies, además del tipo de suelo, el nivel de la capa freática y la disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Así, por ejemplo, en la mayoría de las gramíneas de clima húmedo templado, más del 60% del peso seco total de las raíces aparece en la capa superficial de 10 cm de espesor; en el trigo, tan sólo unas pocas raíces penetran por debajo de los 30 cm, pudiendo llegar hasta los 150 cm o a mayor profundidad; y en el maíz, el volumen ocupado por el sistema radicular es mucho mayor (figura 1.20).

Es importante distinguir entre (figura 1.21):

- Las **raíces primarias** o **seminales**, que proceden del embrión y consisten en un pequeño número de raíces principales y sus ramificaciones. Suelen funcionar durante las primeras semanas de vida de la planta, pero pronto son reemplazadas por las raíces secundarias.

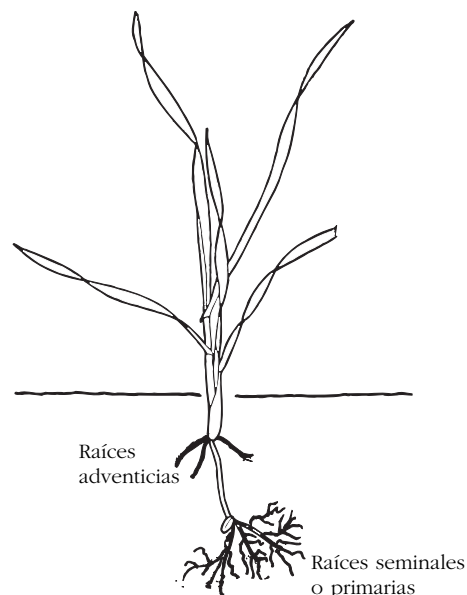


Figura 1.21. Planta de trigo con raíces seminales y las primeras raíces adventicias o nodales.

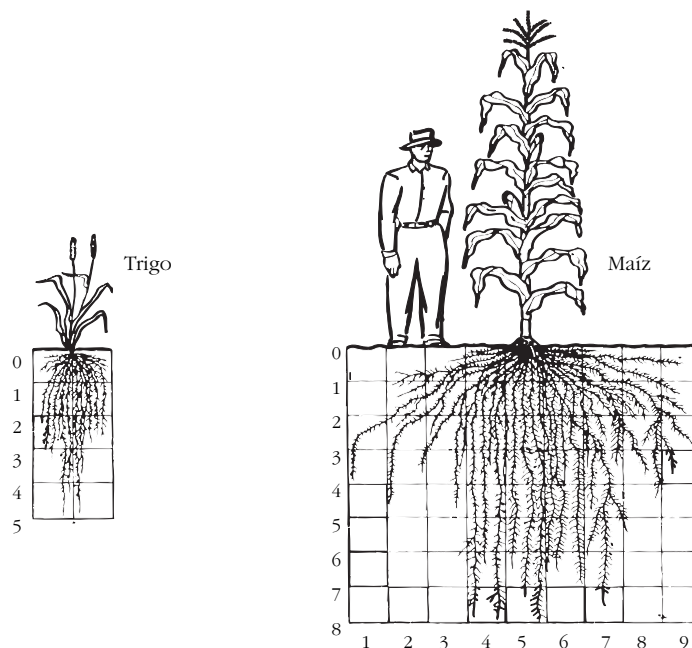


Figura 1.20. Volumen ocupado por el sistema radicular del trigo y del maíz en suelos regados y profundos de la región central de los Estados Unidos (escala dada en pies: 1 pie = 0,30 m) (reproducido de U.S.D.A., 1964).

- Las **raíces secundarias, adventicias** o **nodales**, que se forman en los nudos inferiores del tallo que permanecen enterrados y constituyen el verdadero sistema radicular de las gramíneas. Estas raíces nacen en la base de cada uno de los hijuelos y se renuevan con ellos.

De este modo, el sistema radicular de las gramíneas pratenses se desplaza hacia la superficie del suelo a medida que la planta envejece y mueren sus partes basales (figura 1.22); como consecuencia, tiende a ocupar menor volumen de suelo.

En algunos casos, como en el maíz (figura 1.23), las raíces adventicias parten de los nudos situados sobre la superficie, perforan las vainas foliares y se dirigen hacia el suelo, hasta quedar enterradas. Se denominan *raíces de anclaje*.

En los nudos de los estolones y de los rizomas aparecen también raíces nodales, de tal modo que el hijuelo que nace en la base de la hoja correspondiente puede convertirse en independiente. Por ello, las especies que desarrollan tales tallos pueden reproducirse vegetativamente (figura 1.18).



Figura 1.23. Sistema radicular del maíz en el que pueden distinguirse las raíces de anclaje que parten de nudos situados sobre la superficie del suelo.

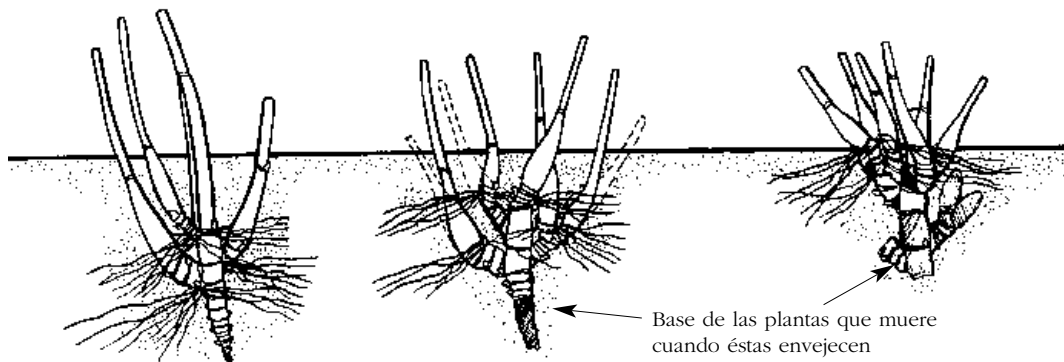


Figura 1.22. Evolución del sistema radicular en las gramíneas pratenses (BARLOY y BOUGÉ, 1964).

JB

1.2. Inflorescencia

El aparato reproductor de una gramínea forma, en su conjunto, la **inflorescencia**, cuya unidad morfológica básica es la **espiguilla**.

1.2.1. La espiguilla

Una espiguilla está formada por una o más flores reunidas en espiga, es decir, unidas directamente a su eje, y protegidas por dos brácteas, las **glumas** (figuras 1.24 y 1.25). En algunas especies, las glumas son importantes y cubren a la totalidad de las flores de la espiguilla, pero en otras especies han quedado reducidas a simples filamentos (cebada) o a escamas (arroz).

La **flor** típica de una gramínea (figura 1.26) comprende:

- dos brácteas protectoras,
- tres estambres,
- un ovario, con dos estigmas, en general,
- dos o tres pequeñas escamas, situadas en la base del ovario, los **lodículos**, cuya misión es forzar la apertura de las brácteas en el momento de la antesis.

Algunas flores pueden ser estériles, ya sean las basales, como en arroz, o bien las terminales, como en avena, e incluso puede ser estéril la única flor de la espiguilla, como las espiguillas

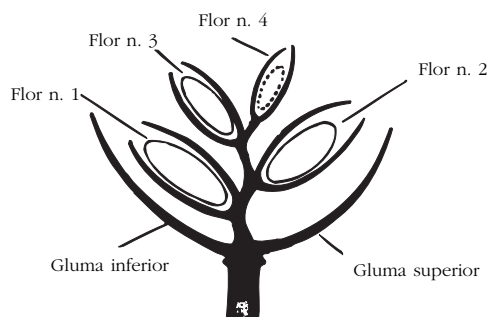


Figura 1.24. Esquema de una espiguilla de gramínea (BOYELDIEU, 1980).



Figura 1.25. Inflorescencia de raigrás inglés, sin aristas, cuyas espiguillas carecen de gluma superior, al estar adosadas al raquis.

laterales de la cebada de dos carreras (*Hordeum vulgare* subsp. *distichum*).

Las brácteas que en cada flor protegen a los

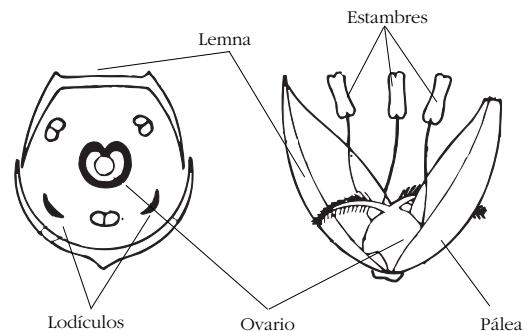


Figura 1.26. Diagrama floral y detalle de una flor de gramínea (BOYELDIEU, 1980).

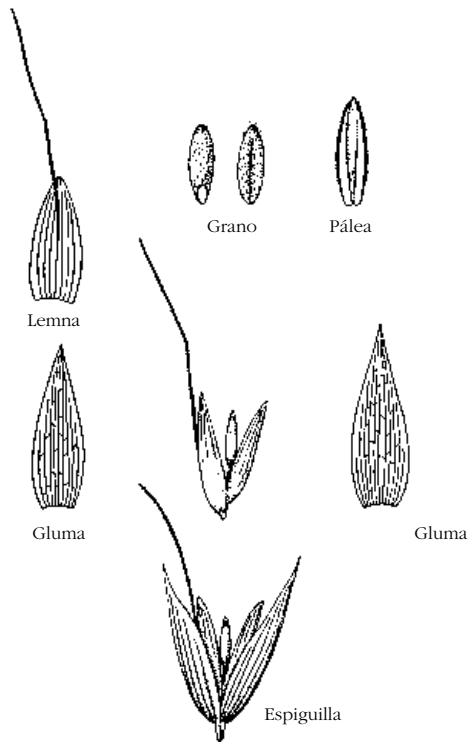


Figura 1.27. Descomposición de una espiguilla de avena, con arista en posición dorsal y cuya flor terminal es estéril (reproducida de HUBBARD, 1968).

órganos reproductores son las **glumillas**, denominadas *lemma*, la glumilla inferior o exterior, y *pálea* la glumilla superior o interior. Las glumillas pueden tener aristas (como sucede en algunas



Figura 1.28. Inflorescencia terminal del maíz, con sólo flores masculinas, productoras de polen.

variedades de trigo, en cebada, en avena, en raigrás italiano, etc.) o no tenerlas (como en otras variedades de trigo, en raigrás inglés –figura 1.25–, etc.).

Las *aristas* constituyen un mecanismo de dispersión del grano y, cuando están presentes, pueden tener posición terminal, unidas al final de la lemma como una proyección del nervio central (en cebada, trigo, etc.) o presentar posición dorsal (en avena).

La figura 1.27 muestra la estructura de una espiguilla de avena, con dos flores fértiles y la terminal estéril. El grano se ha separado de la lemma y la pálea, que en este caso se unen formando una cápsula que lo encierra.

Las flores son, en general, hermafroditas, pero también las hay que tienen sólo estambres o bien sólo órganos femeninos, disponiéndose entonces en plantas dioicas (*Buchlœ dactyloides*, *Zizania aquatica*, etc.), plantas monoicas (maíz –*Zea mays*–, figuras 1.28 y 1.29) o en plantas con flores masculinas y femeninas situadas en la misma inflorescencia (género *Tripsacum*, etc.).



Figura 1.29. La inflorescencia lateral del maíz (mazorca) tiene sólo flores femeninas.

1.2.2. Tipos de inflorescencias

La inflorescencia típica de las gramíneas es una **panícula**, con espiguillas que se insertan en el **raquis** o eje de la inflorescencia sobre pedúnculos o pedicelos más o menos largos (figura 1.30). Son panículas típicas las inflorescencias de arroz, avena, sorgo, mijo, *Festuca* sp., etc.

En algunos casos, los pedúnculos son tan reducidos que las espiguillas aparecen unidas directamente al raquis. Entonces se habla de inflorescencia en **espiga**. Tal es el caso del trigo, la cebada, el centeno y el triticale, entre los cereales, y el raigrás entre las gramíneas pratenses.

En realidad, al referirse a la variabilidad de inflorescencias presentes en las gramíneas, diversos autores usan términos distintos (espiga, racimo, falsa espiga, etc.), a veces poco precisos. Probablemente, a partir de una estructura original en panícula, han tenido lugar diversas adaptaciones evolutivas, tales como la espiga (por condensación y simplificación de los pedicelos), la «falsa espiga» (en *Hordeum* y *Pennisetum*, entre otras), la panícula digitada (*Cynodon*, *Digitaria*, etc.) o la inflorescencia del maíz (Chapman, 1996).

Las inflorescencias pueden ser más o menos densas, según la distancia entre los sucesivos puntos de inserción de las espiguillas en el eje



Figura 1.30. Inflorescencia en panícula de Avena, con las espiguillas sobre pedúnculos de diversa longitud.

del raquis, si se trata de una espiga, o bien la longitud de los pedúnculos de aquéllas, en una panícula (figura 1.31).

La figura 1.32 muestra la estructura de la espiga de la cebada, que presenta tres espiguillas, de



Figura 1.31. Inflorescencias en panícula de sorgo de distinta densidad.

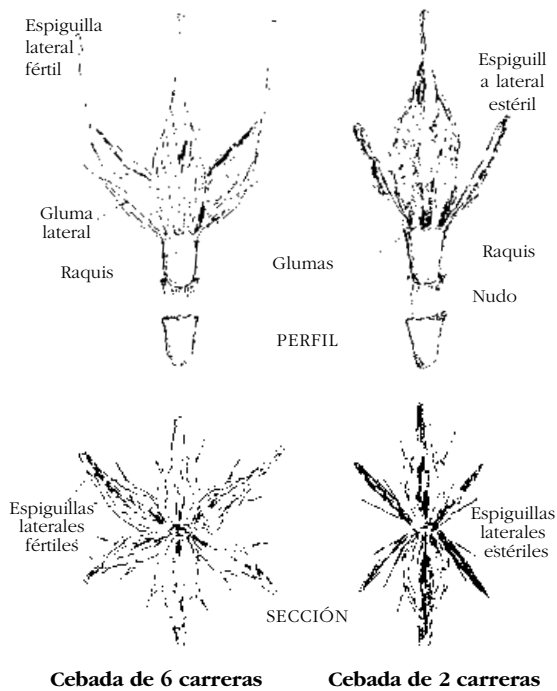


Figura 1.32. Estructura de la espiga de cebada (HERVEY-MURRAY, 1980).



Figura 1.33. Espigas de cebada de seis carreras y de dos carreras.

una sola flor, en cada nudo del raquis: en la cebada de seis carreras las tres espiguillas son fértiles, mientras que en la cebada de dos carreras las dos espiguillas laterales son estériles y sólo la central produce grano.

En las figuras 1.34 se representan las inflorescencias de las principales gramíneas pratenses de clima templado y en la figura 1.35 las inflorescencias de los cereales más importantes a nivel mundial.

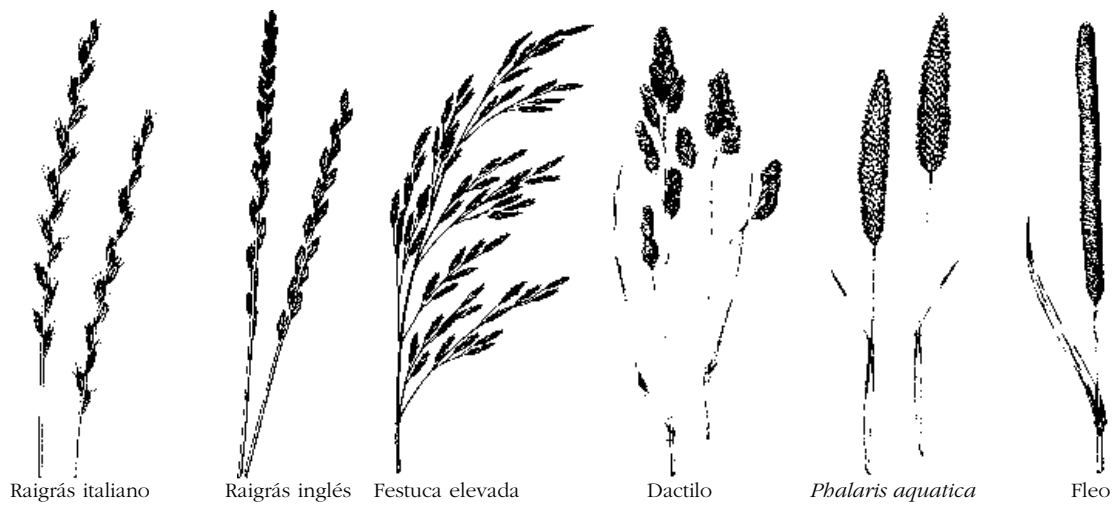


Figura 1.34. Inflorescencias de las principales gramíneas pratenses de clima templado cultivadas en España (HUBBARD, 1968 y MOSER y col., 1996).



Figura 1.35. Inflorescencias de los principales cereales (BOYELDIEU, 1980; MOULE, 1980; HULSE y SPURGEON, 1974; CHAPMAN y PEAT, 1992).

1.3. El grano

1.3.1. Características generales

El fruto de una gramínea es una **cariópside** («con aspecto de nuez»), es decir, un fruto seco indehisciente en el cual el pericarpio está íntimamente unido al tegumento de la semilla y no puede separarse de ésta sin rasgar los tejidos. Ambas capas, a su vez, están fuertemente unidas al endospermo y al embrión. La cariópside es el fruto característico de las gramíneas (Raynald-Roques, 1994). En los cereales se denomina grano.

Los granos pueden ser:

- **vestidos**, si las glumillas de las flores permanecen unidas al grano: cebada, avena, arroz, raigrás italiano, etc.
- **desnudos**, en caso contrario, como sucede en los cereales más evolucionados: trigo, centeno, maíz y sorgo (figura 1.36).

Dado que las glumillas están esencialmente constituidas por celulosa, la diferenciación entre granos vestidos y granos desnudos tiene una importancia práctica de primer orden (tabla 1.5).

El grano puede variar considerablemente de tamaño. Entre los cereales (figura 1.37), la varia-

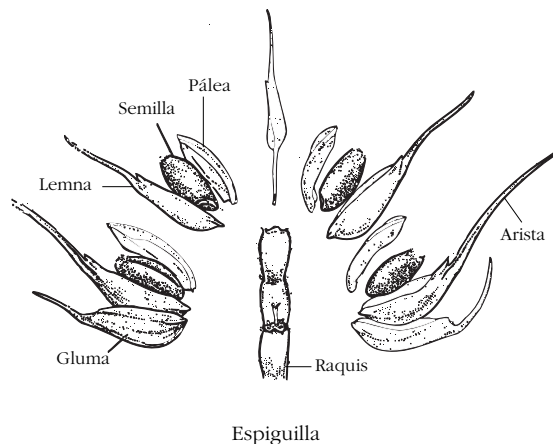


Figura 1.36. En los granos desnudos, como el del trigo, las glumillas se separan del grano en el momento de la trilla. Espiguilla de trigo descompuesta en sus diversas partes (adaptada de FELDMAN y SEARS, 1981).

bilidad se manifiesta no tanto entre los valores promedio de las distintas especies (con las excepciones del maíz y del mijo), sino principalmente en el interior de cada especie (tabla 1.1).

El **peso de 1000 granos**, que depende del tamaño y de la densidad del grano, es una característica varietal, pero está afectado en gran medida



Figura 1.37. Granos de los principales cereales. De izquierda a derecha y de arriba a abajo: panizo de Daimiel (*Pennisetum typhoides*), arroz, cebada, avena; sorgo, maíz; mijo, trigo, centeno y triticale.

Tabla 1.1
Dimensiones y peso de 1000 granos de los principales cereales (adaptada de KENT, 1983).

Cereal	Dimensiones (mm)		Peso de 1000 granos (g)	
	Longitud	Anchura	Promedio	Rango
Avena	6-13	1,0-4,5	32	
Cebada	8-14	1,0-4,5	35	32-36
Centeno	4,5-10	1,5-3,5	21	15-40
Maíz	8-17	5,0-15	324	150-600
Mijo	2	1,0-2,5	7	5-10
Sorgo	3-5	2-5	28	8-50
Trigo	5-8	2,5-4,5	37	27-48 (*)
Triticale			36	28-45

(*) 27 g para los trigos canadienses (CWRS) y 48 g para los trigos ingleses.

por las condiciones ambientales en el momento de la maduración del grano. Así se pueden explicar las diferencias entre los trigos ingleses y los canadienses (tabla 1.1). Teniendo en cuenta que la densidad del grano depende de su estructura biológica y de su composición química (incluso del contenido en humedad), el peso de 1.000 granos puede constituir un parámetro útil para valorar el rendimiento potencial en harina de un trigo.

Al considerar la calidad de un lote de grano, en cereales, se suele tomar como parámetro el **peso específico** o **peso por hl**, que varía según

Tabla 1.2
Peso específico (kg/hl) exigido en la normativa comunitaria para la comercialización de los distintos cereales (campaña 1992-93).

Cereal	Peso específico calidad tipo	Peso específico mínimo
Trigo blando	76	72
Trigo duro	80	78
Cebada	67	62
Centeno	71	68



Cebada de seis carreras



Cebada de dos carreras

Figura 1.38. El peso específico de la cebada de dos carreras, de grano homogéneo, es superior al de la cebada de seis carreras, cuyos granos resultan asimétricos por razón de su disposición en la espiga.

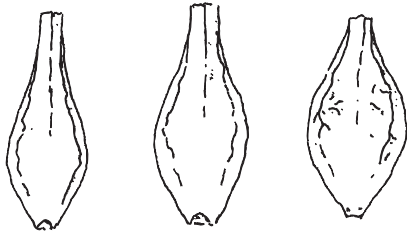


Figura 1.39. Granos de cebada en los que la base de la arista que queda unida al grano tiene distinta longitud (adaptada de HERVEY-MURRAY, 1980).

la especie (tabla 1.2), así como en el interior de cada especie y de cada cultivar. El tamaño del grano tiene poca influencia sobre el peso específico, el cual resulta afectado, principalmente, por la densidad del grano y su uniformidad.

En *cebada* el peso específico está afectado, básicamente, por el tipo de grano (dos o seis carreras, figura 1.38), por la importancia de las glumillas y por las condiciones de maduración; por otra parte, algunos cultivares de esta especie muestran tendencia a retener en el grano, después de la trilla, una base de la arista de mayor longitud que otros, lo que se traduce en una disminución de su peso específico, sin correspondencia con su pérdida de calidad (figura 1.39).

El fruto de las gramíneas pratenses es muy pequeño, considerablemente inferior al de los cereales (figura 1.40 y tabla 1.3).

A este respecto hay que destacar el efecto del nivel de ploidía, tal como sucede en el raigrás italiano (figura 1.41).

Tabla 1.3
Peso de 1000 semillas de las principales gramíneas pratenses (BESNIER ROMERO, 1965).

Especie	Peso 1000 semillas (g)	Núm. de semillas por gramo
Centeno	28	35
Dactilo	1,0	978
Raigrás italiano	1,7	600
Raigrás inglés	2,0	475
Fleo	0,37	2.710



Figura 1.40. Semillas de gramíneas pratenses. De izquierda a derecha y de arriba a abajo: *Lolium multiflorum*, *L. perenne*, *Festuca elatior*; *Phalaris aquatica*, *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata*; *Bromus catharticus* y *Bromus inermis*.

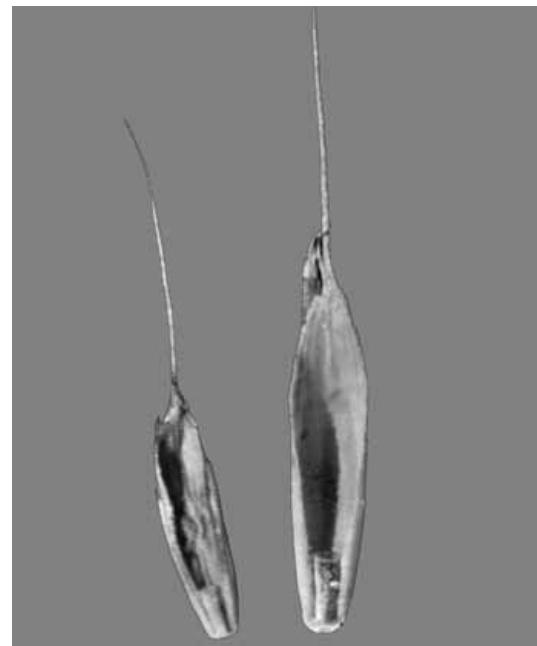


Figura 1.41. Semillas de raigrás italiano diploide y tetraploide (cortesía de Michel WILLEMIN).

1.3.2. Estructura del grano

La estructura del grano corresponde a la de un fruto de monocotiledónea: gran importancia del **endospermo**, rico en hidratos de carbono, y **embrión** reducido y arrinconado (tabla 1.4 y figuras 1.42 y 1.43). Ambos están recubiertos por diversas capas envolventes, que se diferencian tanto por su composición química como por su origen:

- la *cáscara* de los granos vestidos, que corresponde a las glumillas;
- el *pericarpio* o cubierta del fruto, constituido, a su vez, por diversas capas de células: epidermis, mesocarpio y endocarpio;
- la *testa* o tegumento de la semilla, que procede del saco embrionario;
- la *capa de aleurona*, capa externa del endospermo, con células muy diferenciadas y, en trigo, ricas en aceites, minerales, proteínas, azúcares y vitaminas.

Estas capas, en el trigo, originan el *salvado*.

Tabla 1.4
Estructura del grano de una gramínea (adaptada de KENT, 1983).

Pericarpio (cubierta del fruto)	}	Salvado
Capas externas		
Epidermis (epicarpio)		
Hipodermis		
Capas internas (endocarpio)		
Semilla		
Testa (tegumento)		
Capa nucelar		
Endospermo		
Capa de aleurona		
Endospermo farináceo		
Germen (embrión)	}	Salvado
Escutelo (cotiledón)		
Eje embrionario		
Plúmula (cubierta por el <i>coleóptilo</i>)		
Raíz primaria (cubierta por la <i>coelorriza</i>)		
Raíces secundarias		
<i>Epiblasto</i>		

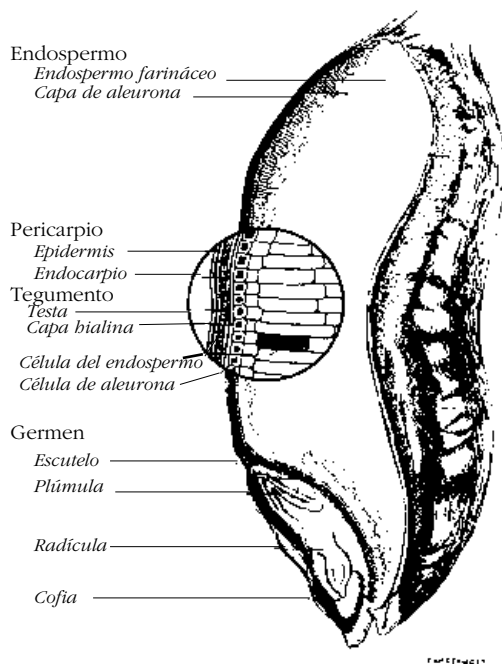


Figura 1.42. Diagrama de la sección longitudinal de un grano de trigo (KENT, 1983).

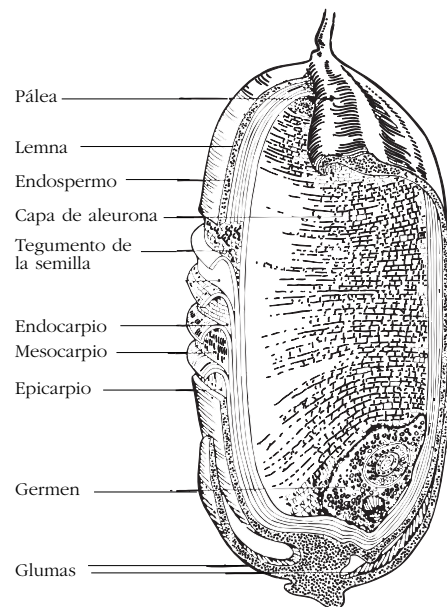


Figura 1.43. Diagrama longitudinal de un grano de arroz (PRIMO YÚFERA y BARBER, 1978).

Tabla 1.5
Porcentaje sobre el peso total del grano de los cereales de las distintas partes del mismo (KENT, 1983).

Cereal	Cáscara	Pericarpio + testa	Capa de aleurona	Endospermo harinoso	Germen
Trigo	-	8,0	7,0	82,5	2,5
Cebada					
Grano completo	13	2,9	4,8	76,2	3,0
Almendra	-	3,3	5,5	87,6	3,4
Avena					
Grano completo	25		9,0	63,0	2,8
Almendra	-		12,0	84,0	3,8
Centeno	-		10,0	86,5	3,5
Arroz					
Grano completo	20		4,8	73,0	2,2
Almendra	-		7,0	90,7	2,3
Sorgo	-		7,9	82,3	9,8
Maíz	-	6,5	2,2	79,6	11,7
Mijo	16	3,0	6,0	70,0	5,0

La tabla 1.5 muestra la importancia ponderal de las distintas partes del grano de los diversos cereales. En ella se pone de manifiesto que el endospermo constituye alrededor del 80% del peso del grano, mientras que el embrión alcanza menos de un 5%, excepto en sorgo y en maíz.

En el eje del embrión pueden distinguirse las diversas partes de la futura planta (**plántula**): la *radícula*, protegida por la *coleorriza*, y la *plúmula*, protegida por el *coleóptilo*.

La **plúmula**, en cereales, contiene de 3 a 4 primordios de hoja y una yema de hijuelo ya diferenciados (figura 1.44).

Asociado al embrión aparece el **escutelo** (considerado por algunos como un cotiledón transformado), órgano situado entre el embrión y el endospermo que tiene por misión movilizar las reservas de este último para ponerlas a disposición de aquél en el momento de la germinación del grano. Tanto el embrión como el escutelo son ricos en proteínas, grasas y vitaminas.

El *epiblasto*, apéndice que correspondería a un segundo cotiledón rudimentario, sólo está desarrollado en el arroz.

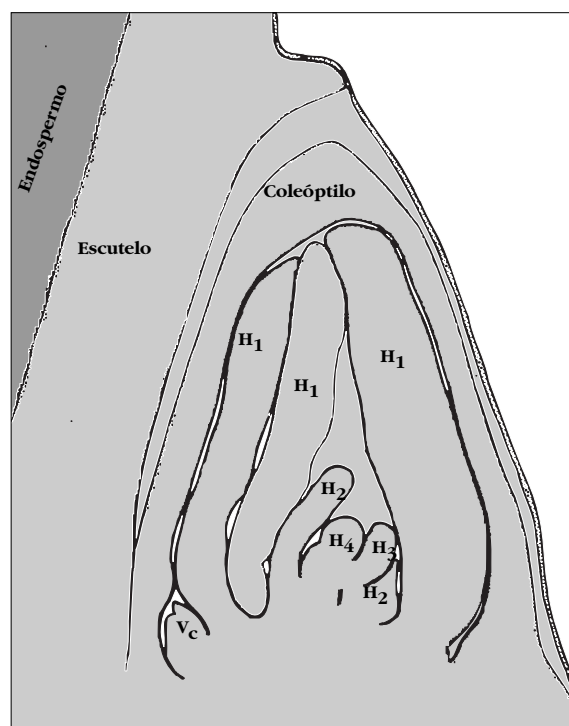


Figura 1.44. Detalle de un embrión de cebada: V_c , hijuelo de coleóptilo; H_1, H_2, \dots hojas (adaptado de KIRBY y APPLEBYARD, 1987).

1.4. Bibliografía

- * BARLOY, J. y BOUGÉ, B., 1964. *Physiologie et biologie des graminées cultivées. Applications pratiques*. Imprimerie Fertré, Rennes, Francia.
- BESNIER, F., 1965. *Semillas*. Publicaciones del Ministerio de Agricultura. Manuales Técnicos. Serie A, nº 35, Madrid.
- BESNIER, F., 1989. *Semillas. Biología y tecnología*. Ed. Mundi Prensa, S.A. Madrid.
- BOYELDIEU, J., 1980. *Les cultures céréalières*. Hachette, París.
- * CHAPMAN, G.P., 1996. *The biology of grasses*. C.A.B. International. Wallingford, Oxon, Reino Unido.
- * CHAPMAN, G.P. y PEAT, W.E., 1990. *An introduction to the grasses*. C.A.B. International. Wallingford, Oxon, Reino Unido.
- DELPECH, R. y BERTOLETTI, L., 1967. *Plantes des prairies permanentes. Série graminées*. Association de Coordination Technique Agricole, París.
- FELDMAN, M. y SEARS, E., 1981. «Los recursos genéticos del trigo silvestre». *Investigación y Ciencia*, 54, 50-61.
- * GILLET, M., 1980. *Les graminées fourragères*. Gauthier-Villars, París.
- GROUNDS, R., 1980. *Ornamental grasses*. Christopher Helm, Londres.
- * HERVEY-MURRAY, C.G., 1980. *The identification of cereal varieties*. RHM Arable Services Limited, Londres.
- * HUBBARD, C.E., 1968. *Grasses*. Penguin Books Ltd., Harmondsworth, Reino Unido.
- HULSE, J.H. y SPURGEON, D., 1974. «Tritical». *Scientific American*, 231 (2), 72-80.
- KENT, N.L., 1983. *Technology of cereals*. 3rd ed. Pergamon Press Ltd., Oxford, Reino Unido.
- KIRBY, E.J.M. y APPLEYARD, M., 1987. *Cereal development guide*. Arable Unit, Stoneleigh, Warwickshire, Reino Unido.
- * MOORE, K.L. y MOSER, L.E., 1995. «Quantifying development morphology of perennial grasses». *Crop Sci.*, 35, 37-43.
- MOSER, L.E., BUXTON, D.R. y CASLER, M.D. (eds.), 1996. *Cool-season forage grasses*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA.
- MOULE, C., 1980. *Céréales*. La Maison Rustique, París.
- PRIMO YÚFERA, E. y BARBER, S., 1978. «Química y tecnología del arroz». En *Alimentación y Agricultura*. Editorial Labor, S.A., Barcelona, 175-184.
- RAYNALD-ROQUES, A., 1994. *La botanique redécouverte*. Éditions Belin e INRA Éditions. París.
- U.S.D.A., 1964. *Soil-plant-water relationships*. Versión española (1972), Editorial Diana, S.A. México.
- VILLAX, E.J., 1963. *La culture des plantes fourragères dans la Région Méditerranéenne Occidentale*. Institut National de la Recherche Agronomique, Rabat, Marruecos.

2. Ciclo de desarrollo y producción

2.1. Descripción general del ciclo de desarrollo

Las gramíneas se cultivan para producir forraje y/o grano. Se aprovecha su capacidad para acumular materia seca y para almacenar parte de ella en la semilla, en forma de compuestos químicos fácilmente asimilables por el organismo animal.

La acumulación de materia seca y la formación de los diversos órganos de la planta (hojas, hijuelos, espiguillas, tallos y grano) tiene lugar a lo largo de un proceso continuo de crecimiento y desarrollo que se inicia en la siembra y que culmina con la maduración del grano (figura 2.1). Durante dicho proceso la gramínea pasa

por un conjunto de estadios, fases y períodos que completan un **ciclo de desarrollo**.

Los conceptos estadio, fase, período y ciclo comprenden lapsos de tiempo progresivamente más amplios:

- *estadio* se refiere a un momento concreto del desarrollo de la planta: estadio nascencia, estadio floración, etc.
- la *fase* es el tiempo comprendido entre dos estadios: fase de encañado, fase de desecación del grano, etc.
- el *período* engloba un conjunto de fases durante las cuales la planta realiza una determinada función: crecimiento, maduración del grano, etc.
- el *ciclo* abarca la totalidad de los períodos que se presentan en la vida de la planta.

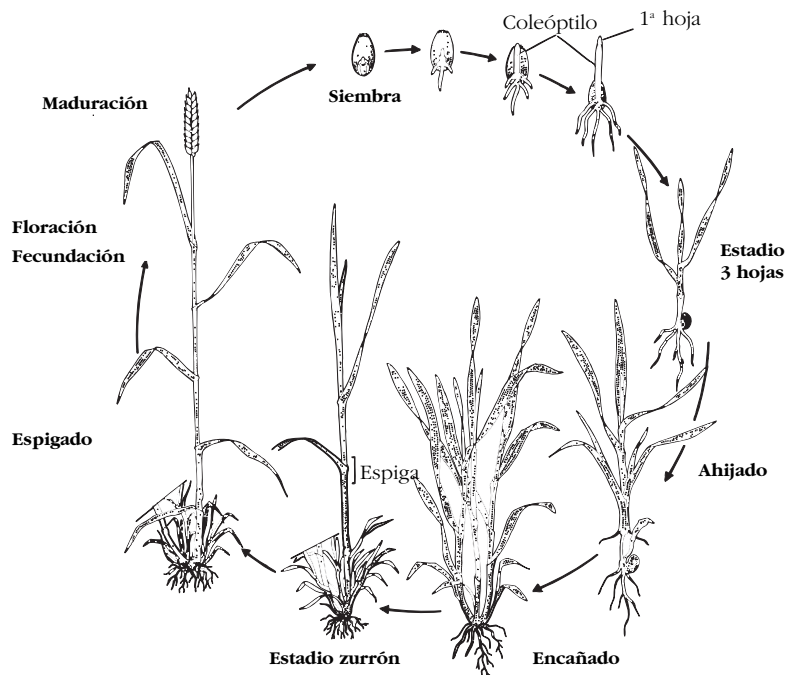


Figura 2.1. Ciclo de desarrollo del trigo (BOYELDIEU, 1980).

Tabla 2.1
Períodos y principales fases y estadios del ciclo de desarrollo de una gramínea

Período	Fase	Estadios
Vegetativo	Germinación	Germinación, nascencia
	Desarrollo de la plántula	1 hoja, 2 hojas, etc.
	Ahijado	1 hijuelo, 2 hijuelos, etc.
Reproductivo	Iniciación floral	Doble pliegue, espiga a 1 cm
	Desarrollo de la inflorescencia	Zurrón, espigado, antesis, etc.
Formación y maduración del grano	Multiplicación celular intensa	Grano lechoso
	Rápida acumulación de reservas	Grano pastoso
	Desecación del grano	Grano vítreo

Es frecuente que se empleen, indistintamente, los términos período y fase.

En la tabla 2.1 se presentan los períodos, fases y estadios más característicos en que se divide el ciclo completo de una gramínea, y en la figura 2.2 se destacan los estadios de germinación, iniciación floral, antesis y madurez completa, que son los que delimitan los tres períodos de aquél: vegetativo, reproductivo y de formación y maduración del grano.

Desde el punto de vista biológico, vegetativo significa que la planta no prepara todavía su morfología para la reproducción sexual. En el **período vegetativo** se diferencian las fases de *germinación*, *desarrollo de la plántula* y *ahijado*. Esta última constituye la fase esencial de

dicho período, especialmente en las gramíneas pratenses, las cuales, una vez implantadas, se desarrollan vegetativamente durante la mayor parte de su vida. En cambio, en los cereales, y en las gramíneas anuales en general, las tres fases del período se repiten en cada nuevo ciclo.

Durante el **período reproductivo** el ápex se transforma en inflorescencia, a lo largo de distintas fases. Cabe diferenciar una *fase de iniciación floral*, durante la cual el ápex vegetativo se transforma en ápex reproductivo, y otra fase de gran transcendencia para la producción de grano (*fase de crecimiento de la inflorescencia*), en la que se determina el número de granos de la misma y durante la cual la planta acumula una gran cantidad de materia seca.

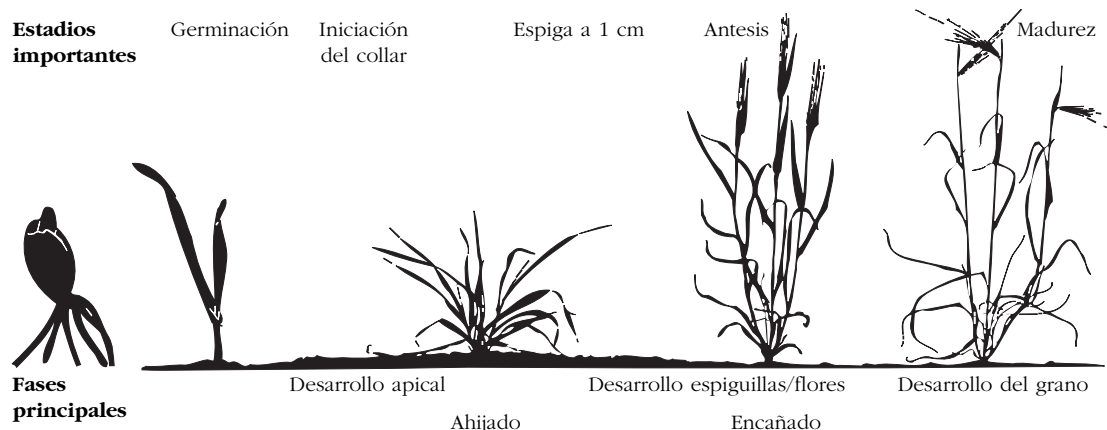


Figura 2.2. Diagrama del ciclo de desarrollo del trigo según KIRBY y APPEYARD (1987).

Durante la fase de iniciación floral continúan desarrollándose hojas e hijuelos previamente diferenciados en el ápex, por lo que coinciden en el tiempo, y se solapan, la última fase del período vegetativo con la primera fase del período reproductivo.

Finalizado éste, la planta inicia el último período de su ciclo: el **período de formación y maduración del grano**, en el que se consolida el número de granos y se determina el tamaño y el peso de los mismos.

Los cereales y las restantes gramíneas anuales mueren cuando la planta acaba su primer ciclo. Las gramíneas pratenses, en cambio, tienen la facultad de rebrotar y de iniciar nuevos ciclos de desarrollo durante el mismo año.

Después de un primer ciclo completo, las gramíneas pratenses empiezan un nuevo ciclo, el llamado **segundo ciclo natural**. No obstante, lo más frecuente y correcto para su explotación forrajera es aprovecharlas, por pastoreo o siega, antes de que acabe el primer ciclo. A partir de entonces, al rebrotar, inician un nuevo ciclo. Estos nuevos ciclos no suelen ser completos (excepto en algún caso, como en el raigrás italiano) porque la planta no alcanza el período reproductivo, sino que permanece indefinidamente en estado vegetativo.

2.2. Los componentes del rendimiento en la producción de grano

La duración y el desarrollo del ciclo están afectados, básicamente, por la temperatura, el fotoperíodo y el cultivar:

- De un modo general, cuanto más elevada sea la *temperatura*, más rápidamente se desarrollará el ciclo. Por otra parte, e independientemente de ello, muchos cultivares requieren un período de bajas temperaturas (*vernalización*) para desarrollarse normalmente.
- El *fotoperíodo* puede ejercer también una considerable influencia sobre la duración del ciclo, ya que, en las plantas de día largo, por ejemplo, cuanto mayor sea la longitud del día, más rápido será el ciclo.



Figura 2.3. Estadios de desarrollo de cereales de invierno, correspondientes, respectivamente, a los períodos vegetativo, reproductivo y de formación y maduración del grano.

Tabla 2.2
Aceleración del desarrollo del ciclo del trigo debida al efecto de los factores ambientales (FISCHER, 1983).

Período de desarrollo	Causa de la aceleración		
	Más frío para vernalizar	Mayor temperatura media	Mayor longitud del día
Vegetativo	0-3	3	1-3
Reproductivo	0-1	3	1-2
- Formación de espiguillas	0-1	3	1-2
- Crecimiento espiga	0	3	0-1?
Formación del grano	0	3	0

La escala es arbitraria, entre 0 (ninguna influencia) y 3 (influencia importante). El rango indica las variaciones genotípicas reconocidas o posibles (?).

- Los distintos *cultivares* pueden diferir en su respuesta a los anteriores factores del medio.

En la tabla 2.2 se destaca la influencia de los indicados factores del medio sobre los distintos períodos del ciclo de desarrollo del trigo.

Las prácticas agronómicas, cuyo objetivo es la obtención de una producción óptima, sólo permiten incidir indirectamente sobre aquellos factores del medio; por ejemplo, eligiendo los cultivares más adaptados a una determinada situación o bien modificando la fecha de siembra, para que la planta se desarrolle con temperaturas y fotoperíodo más favorables.

No obstante, la **producción** de forraje y la de grano se basan en asegurar que la planta expre-

se adecuadamente su crecimiento, para lo que precisa la acción favorable de otros factores del medio, tales como la luz y, en particular, la disponibilidad de *agua* y de *nutrientes*. Sobre estos dos últimos factores, las prácticas agronómicas ejercen una influencia mayor que sobre la temperatura, el fotoperíodo y la luz.

Al considerar la *producción de forraje* habrá que tener en cuenta el ritmo de acumulación de materia seca y su distribución entre los distintos órganos de la planta. Ambos aspectos están estrechamente ligados a su fenología (figura 2.4), pero, a su vez, resultan condicionados, en distinta medida, por los factores del medio antes mencionados: la acumulación de materia seca está

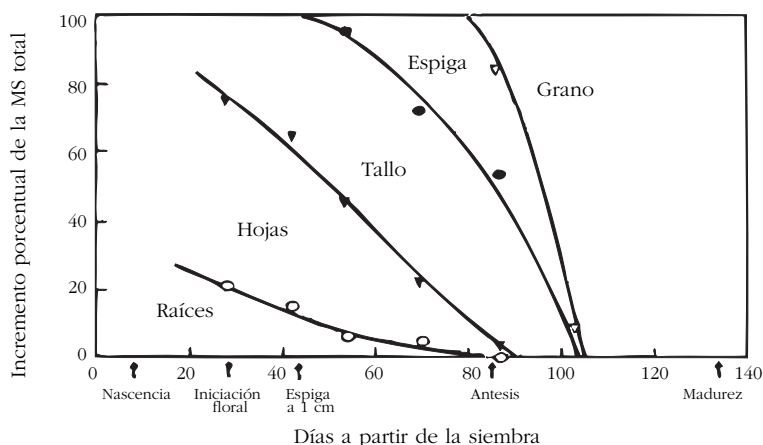


Figura 2.4. Estadios de desarrollo y ubicación en los distintos órganos de la planta de la materia seca acumulada por la misma (FISCHER, 1983).



Figura 2.5. El agua y los nutrientes pueden condicionar tanto la producción de forraje como la de grano. Obsérvese el contraste entre dos medios productivos muy distintos: ballico en Caldes de Montbui (Barcelona) y trigo duro en Monegros (Zaragoza).

más afectada por la disponibilidad de agua y de nutrientes que su distribución en los distintos órganos de la planta. Por otra parte, hay que distinguir las gramíneas pratenses, cuya materia seca se acumula en las hojas y en los tallos, de los cereales, en los que el grano puede representar un porcentaje importante de la materia seca acumulada.

Para analizar la *producción de grano* se parte de la idea de que el rendimiento en grano por unidad de superficie se puede desagregar en un conjunto de factores, los llamados **componentes del rendimiento**, tal como se indica a continuación:

$$\begin{aligned} \text{Rendimiento} &= \text{Plantas/m}^2 \\ &\times \text{inflorescencias/planta} \\ &\times \text{granos/inflorescencia} \\ &\times \text{peso de 1000 granos} \\ &\times \text{F} \end{aligned}$$

donde F es un factor de conversión para ajustar las unidades.

Cada uno de los citados componentes se determina en una fase diferente, según se pone de manifiesto en la figura 2.6, y puede ser afectado por factores del medio sobre los cuales es o no posible actuar a través de técnicas agronómicas.

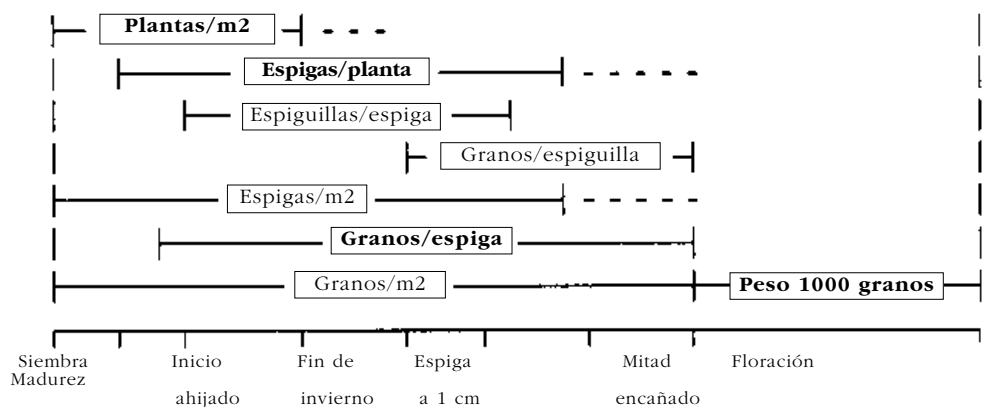


Figura 2.6. Fases de formación de los distintos componentes del rendimiento en el trigo (adaptada de MEYNARD y SEBILLOTE, 1994).

En diversos estudios se han combinado los tres primeros componentes para dar uno nuevo, el *número de granos/m²*, que constituye una expresión de la capacidad del cultivo para almacenar los asimilados acumulados por la planta (Hay y Walker, 1989). El hecho de que el rendimiento de los cereales de invierno tienda a estar más relacionado con la densidad de granos que con el peso de dicho grano ha llevado a ciertos autores a proponer que su rendimiento está limitado por la capacidad de almacenaje, mientras que el peso de 1.000 granos es el más estable de aquellos componentes (excepto en años muy secos y, probablemente, en nuestras condiciones).

Es bien conocido el hecho de que existe una compensación entre los diferentes componentes del rendimiento, según han puesto de manifiesto diversos autores (figura 2.7), aunque no siempre sucede así (Evans, 1993).

El manejo de las gramíneas debería basarse en el conocimiento, tan completo como fuera posible, de los fenómenos que tienen lugar en cada fase y de los factores que influyen en los mismos, así como de la acción que puede ejercerse para orientar favorablemente el efecto de dichos factores.

Por ello, el estudio de cada una de las fases se ha estructurado según el siguiente esquema:

1. *Descripción* de los fenómenos que se suceden en la misma.

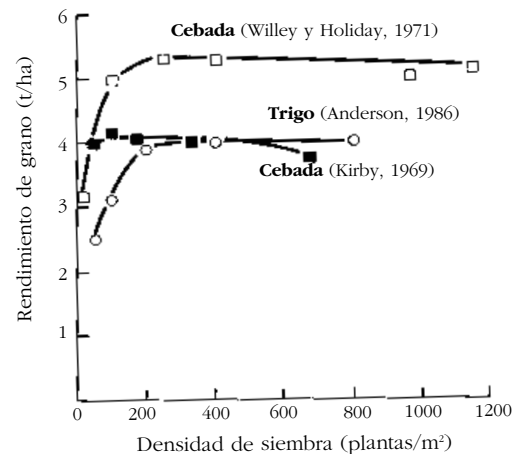


Figura 2.7. *Compensación entre los distintos componentes del rendimiento en trigo y cebada para un amplio rango de densidades de siembra, según diversos autores (EVANS, 1993).*

2. Análisis de los *factores* del medio que afectan a su desarrollo.
3. *Consecuencias agronómicas* que se deducen de los puntos anteriores, destacando aquellas prácticas agronómicas que pueden afectar a su desarrollo y a la producción posterior.

2.3. Bibliografía

- ANDERSON, W.K., 1986. «Some relationships between plant population, yield components and grain yield in a Mediterranean environment». *Aust. J. Agric. Res.*, 7, 21-233.
- BOYELDIEU, J., 1980. *Les cultures céréalières*. Hachette, París.
- * EVANS, L.T., 1993. «Physiological aspects of crop improvement». En L.T. Evans (ed.), *Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, 169-268.
- * FISCHER, R.A., 1983. «Wheat». *Proceedings of the Symposium on Potential Productivity of Field Crops under Different Environments*. IRRI. Los Baños, Filipinas, 129-154.
- KIRBY, E.J.M., 1969. «The effect of sowing date and plant density in barley». *Ann. Appl. Biol.*, 63, 513-521.
- * KIRBY, E.J.M. y APPLEYARD, M., 1987. *Cereal development guide*. Arable Unit, Stoneleigh, Warwickshire, Reino Unido.
- * HAY, R.K.M. y WALKER, A.J., 1989. *An introduction to the physiology of crop yield*. Longman Scientific & Technical, Harlow, Essex, Reino Unido.
- * MEYNARD, J.M. y SEBILLOTE, M., 1994. «L'élaboration du rendement du blé, base pour l'étude des autres céréales à talles». En L. Combe y D. Picard (ed.), *Élaboration du rendement des principales cultures*. INRA, París, 31-51.
- Willey, R.W. y Holliday, R., 1971. «Plant population, shading and thinning studies in wheat». *J. Agric. Sci. (Camb.)*, 77, 453-461.

3. Período vegetativo

3.1. Germinación

3.1.1. Descripción

Después de la siembra, la semilla absorbe agua, se hincha si dispone de la humedad adecuada y, a los pocos días, emerge de ella la **coleorriza** (protección de la *radícula*, origen, a su vez, de las raíces primarias) y posteriormente el **coleóptilo**. Cuando este último atraviesa el suelo se acaba la fase (figura 3.1). A continuación, la primera hoja perfora el coleóptilo y éste se secará. En la figura 3.2 se aprecia la germinación de un grano desnudo (trigo) y la de un grano vestido (cebada).

Los hidratos de carbono del endosperma se descomponen por efecto de enzimas (diastasas) en azúcares más simples (maltosa, principalmente), los cuales, de este modo, pueden ser utilizados por el embrión en crecimiento. Igualmente sucede con las proteínas, descompuestas por efecto de las proteasas. Las enzimas son sintetizadas en la capa de aleurona, en presencia de agua y por estímulo de una hormona (giberelina) suministrada por el propio embrión. Se ha comprobado que en el proceso germinativo intervienen también otras hormonas: citoquinonas, ácido abscísico (inhibidor), etc.

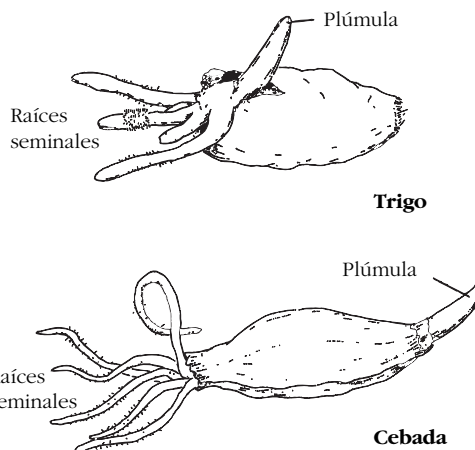


Figura 3.2. Germinación de semillas de un grano desnudo (trigo) y un grano vestido (cebada) (adaptada de HERVEY-MURRAY, 1980).

El posterior crecimiento vegetativo de la planta se origina en un meristemo terminal, denominado **ápex**, situado al nivel de la superficie del suelo. Por ello, si la semilla se entierra mucho, se desarrollan los primeros entrenudos del tallo y forman así un tallo subterráneo o **rizoma**, tanto más largo cuanto mayor sea la profundidad de siembra.

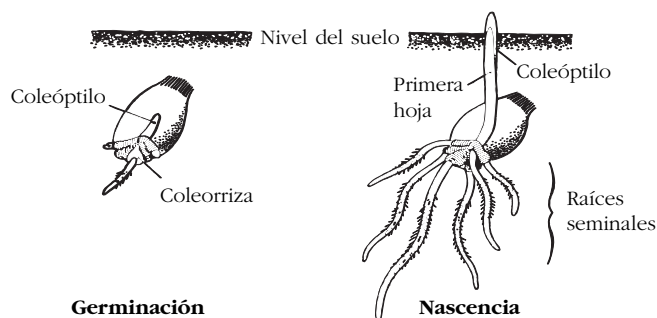


Figura 3.1. Fase siembra-nascencia, en trigo (adaptada de MOULE, 1980).

3.1.2. Factores

La duración de la fase siembra-nascencia depende de la *humedad* del suelo, la *temperatura* del mismo y la *profundidad de siembra*, factores que, a su vez, pueden interactuar entre sí, según se muestra en las figuras 3.3 y 3.5.

Por otra parte, hay que considerar el efecto de la *calidad de la semilla*: poder germinativo y tamaño de la misma.

1. La **humedad del suelo**. A medida que disminuye la humedad del suelo, aumenta el número de días necesarios para la nascencia, estableciéndose así una relación logarítmica entre éste y el potencial hídrico del suelo. Al expresar la duración de la fase en logaritmos neperianos, la relación entre ésta y el potencial hídrico del suelo, para cada temperatura, se representa por una recta, según se muestra en la figura 3.3. No obstante, se ha comprobado que, para niveles bajos de humedad del suelo y para elevadas temperaturas, el proceso germinativo se alarga considerablemente respecto a la previsión establecida por la indicada relación.

Por otra parte, hay que destacar que las gramíneas pratenses precisan un mayor contenido de agua en el suelo que los cereales, para que se produzca una nascencia adecuada: 60-80% de la capacidad de retención del suelo, frente al 35-50% que sería suficiente para aquéllos.

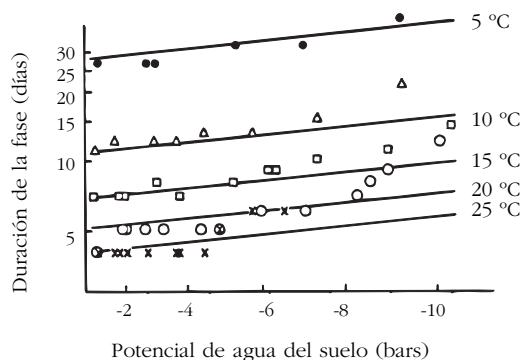


Figura 3.3. Duración de la fase siembra-nascencia del trigo, en función de la humedad del suelo (potencial hídrico), para distintas temperaturas (LINDSTROM y col., 1976).

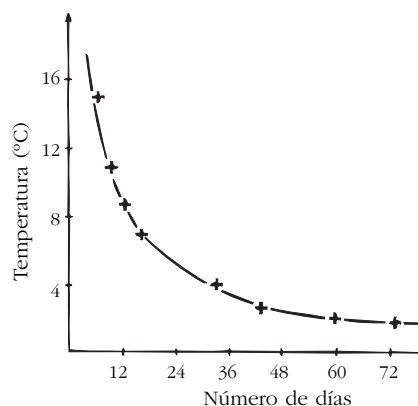
2. La **temperatura**. La germinación se inicia a partir de un umbral térmico o *cero de vegetación*, distinto según la especie:

- 0 °C para los *cereales de invierno* y las *gramíneas pratenses* de tipo atlántico
- 6 °C para el *maíz*
- 8 °C para el *sorgo*

y se paraliza para temperaturas muy elevadas (*temperatura máxima*, que en cebada, por ejemplo, es de 38 °C).

El efecto de la temperatura dentro de este intervalo, cuando el agua no es limitante, se describe mediante una ecuación lineal que relaciona el inverso de aquélla (en grados K) con el inverso de la duración de la fase (en días).

La suma de temperaturas necesaria para la germinación es constante y característica de cada especie (en trigo es de 121-122 °C, figura 3.4).



Número de días siembra-nascencia x	Temperatura media (°C) y	Suma de temperaturas xy
72,9	1,7	125,9
60,1	1,95	117,2
43,0	2,7	116,1
35,0	3,4	119,0
33,0	4,0	132,8
17,0	7,05	119,9
13,0	9,0	117,0
10,5	11,2	117,6
7,5	14,8	111,0
Media xy = 121,6 °C ± 0,98		

Figura 3.4. Duración de la fase siembra-nascencia en trigo, en función de la temperatura (MOULE, 1980).

3. La **profundidad de siembra**. Hay que tener en cuenta que durante la fase siembra-nascencia se dan dos procesos sucesivos: la germinación de la planta, que, en general, no constituye una limitación para la emergencia, y la elongación subsuperficial de la plúmula, tanto mayor cuanto más profunda sea la siembra, que resulta afectada en mayor medida que aquélla por las condiciones del medio.

De un modo general, son preferibles las siembras superficiales (1-2 cm para las pratenses y 4-5 cm para los cereales de invierno), ya que, de lo contrario, las plántulas tardan más en nacer (figura 3.5) y resultan más débiles y vulnerables. No obstante, siembras excesivamente superficiales pueden situar la semilla en una capa de tierra que se seque rápidamente (figura 3.6).

La profundidad de siembra influye, por otra parte, en la longitud del rizoma y en el posterior desarrollo de la planta.

4. La **calidad de la semilla** está muy afectada por las condiciones de recolección y de almacenaje. Por ejemplo, se ha comprobado que las semillas de gramíneas pratenses recogidas en el estadio de grano lechoso o previamente pierden mucho antes su poder germinativo que las recogidas maduras (McDonald y col., 1996). El efecto del contenido en humedad y la temperatura de almacenaje son también conocidos como factores esenciales para su conservación.

En general, las semillas de las gramíneas pratenses suelen perder mucho antes su poder germinativo que las de los cereales.

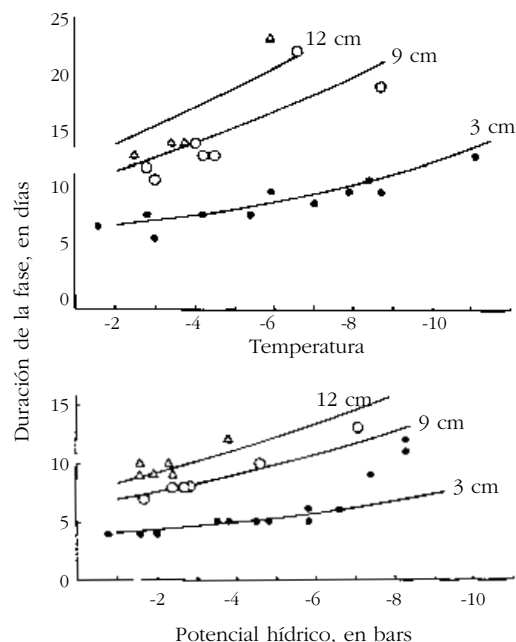


Figura 3.5. Interacción, durante la germinación del trigo, entre la profundidad de siembra, el potencial hídrico del suelo y la temperatura (LINDSTROM y col., 1976).

Tanto en cereales de invierno como en gramíneas pratenses se ha establecido que existe una correlación positiva entre el tamaño y el peso de la semilla y el crecimiento de la plántula y la posterior acumulación de materia seca. No obstante, respecto a la producción de grano, se han obtenido resultados contradictorios, a veces positivos, otras veces indiferentes (Gan y Stobbe, 1996).

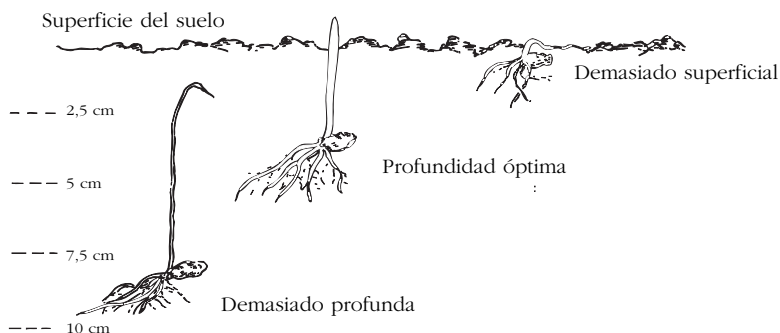


Figura 3.6. Efecto de la profundidad de siembra sobre la nascencia del trigo (adaptada de HERVEY-MURRAY, 1980).

3.1.3. Consecuencias agronómicas

Durante la fase de germinación se determina, en buena medida, el número de plantas/m². Se trata de un componente del rendimiento especialmente importante en maíz, pero no en cereales de invierno, sorgo y gramíneas pratenses, ya que puede ser corregido posteriormente.

- 1^a La obtención de un **lecho de siembra** adecuado tiene por objeto favorecer el contacto de las semillas con las partículas del suelo, a través de las que aquéllas absorberán humedad. Cuanto menor sea la semilla, más esmerada debe ser la preparación del suelo para asegurar dicho contacto, bien entendido que en la superficie del suelo deben permanecer pequeños terrones para evitar la formación de una costra superficial.
- 2^a En la siembra de pratenses, en particular, es muy interesante la **utilización del rodillo**, porque favorece el contacto entre las pequeñas semillas y las partículas del suelo y la subida de humedad, por capilaridad, a la capa superficial, en la que se sitúa la semilla. El pase de rodillo es tanto más importante cuanto más pequeña es la semilla y cuanto menor es la humedad del suelo.
- 3^a El **establecimiento** de gramíneas pratenses en condiciones de secano debería realizarse, preferentemente, durante el otoño, para ase-

gurar la humedad, generalmente más favorable durante esta estación.

- 4^a La **profundidad de siembra** idónea siempre es el resultado de un compromiso entre la disponibilidad de humedad y el tamaño del grano. Si puede asegurarse la humedad suficiente, son preferibles las siembras superficiales. No obstante, en verano, éstas constituyen siempre un riesgo, debido a la rapidez con que se deseca la capa superficial del suelo, que es la removida al sembrar.
- 5^a El **rizoma**, que se comporta como un cordón umbilical que permite el establecimiento del sistema aéreo de la plántula a expensas de las reservas del grano, puede ser atacado por insectos o dañado por el frío: ésta es otra de las razones por las que las siembras demasiado profundas no son convenientes.
- 6^a Cuando se prevé la utilización de **herbicidas** cuya selectividad depende de la morfología de la planta (por ejemplo el trialato), es importante tener en cuenta si en la especie objeto de la siembra el rizoma se alarga o no.
- 7^a Es conveniente usar semilla de producción reciente, para asegurar un adecuado **poder germinativo**. Asimismo conviene prestar atención especial a la recolección y procesamiento posterior de la semilla, y a las condiciones de almacenaje de la misma. En cualquier caso, antes de sembrar, hay que comprobar siempre el poder germinativo de la semilla.



Figura 3.7. Sembradora de pratenses consistente en dos rodillos acanalados entre los cuales cae la semilla procedente de una tolva.

3.2. Desarrollo de la plántula y producción de hojas

3.2.1. Descripción

Tal como se ha indicado en el apartado anterior, el coleóptilo se marchita cuando es perforado por la primera hoja. Ésta crece, aparece la segunda, después la tercera y la cuarta. El primer hijuelo suele nacer cuando la planta tiene tres o cuatro hojas: en este momento se considera que acaba la fase de desarrollo de la plántula (ver la figura 3.8).

La producción de hojas caracteriza, pues, dicha fase, pero la planta continuará produciendo hojas durante todo el período vegetativo e incluso durante el período reproductivo, y las producirá no sólo en el vástago principal sino también en cada uno de los hijuelos, siguiendo la misma pauta.

La formación de una hoja se inicia en un punto lateral del ápex, donde aparece una pequeña protuberancia que se irá extendiendo hasta constituir una especie de collar que abrazará a aquél. La figura 3.9 muestra la disposición

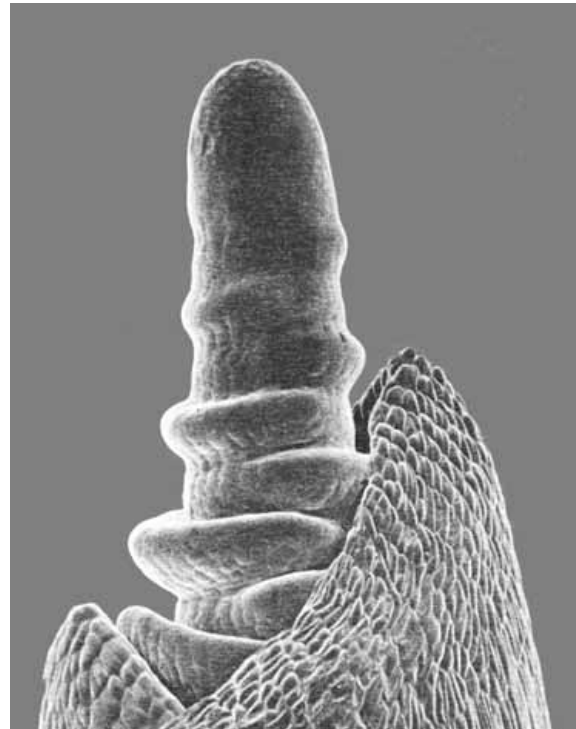


Figura 3.9. Ápex vegetativo de trigo, que muestra primordios de hoja en varios estadios de desarrollo (x 150) (LANGER, 1979).

dística de los primordios de hoja y una secuencia de estadios de su desarrollo.

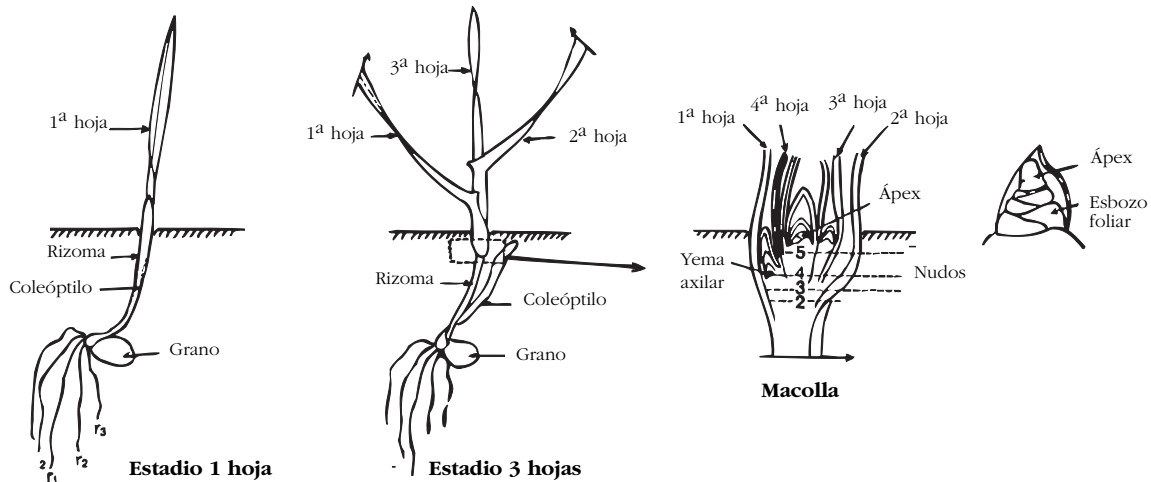


Figura 3.8. Fase de desarrollo de la plántula (MOULE, 1980).

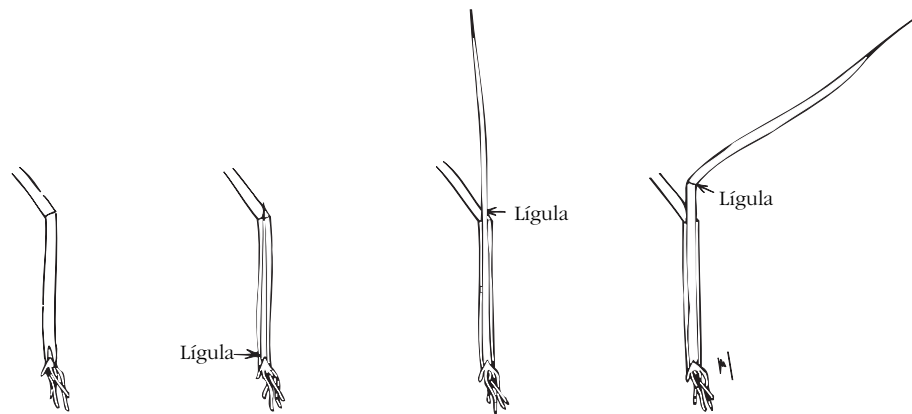


Figura 3.10. Las etapas de crecimiento de una hoja (GILLET, 1980).

Cuando el primordio de hoja empieza su crecimiento ascendente, se transforma en un tubo que sube por el interior de la vaina de la hoja precedente. En el momento en que el ápice de la hoja asoma al exterior, el limbo (que hasta dicho momento constituía la casi totalidad de la hoja) reduce su velocidad de crecimiento, fenómeno que coincide con la formación de la liguila y con la diferenciación de las dos partes de la hoja; mientras tanto, el limbo continúa alargándose por crecimiento intercalar, hasta que se detiene; a continuación, la vaina toma el relevo y protagoniza el crecimiento. En el momento en que la liguila sale al exterior se reduce progresivamente el crecimiento de la vaina, bascula el limbo y la hoja se convierte en adulta (figura 3.10).

De un modo general, cuando una hoja aparece al exterior, la anterior está alcanzando su total desarrollo y la siguiente sube rápidamente por el interior de la vaina, aunque hay excepciones a esta regla, según las especies y las condiciones del medio.

La hoja adulta se mantiene verde durante un tiempo limitado (puede ser de sólo tres semanas), después empieza a amarillear y, finalmente, muere. La senescencia empieza por la punta del limbo (que es la parte más vieja) y se extiende hacia abajo. Los constituyentes de las células son movilizados y redistribuidos por la planta y, en consecuencia, la hoja pierde peso. Posteriormente, se descompone.

A partir de que una hoja ha alcanzado su máximo desarrollo, el ritmo de su fotosíntesis aparente (acumulación fotosintética) desciende. Esto sucede al principio lentamente, pero después con gran rapidez, de tal modo que, cuando la hoja muere, ya ha dejado de contribuir al crecimiento de la planta.

En un momento determinado, además de la hoja (o excepcionalmente dos hojas) que está creciendo activamente, pueden existir de una a tres hojas adultas completamente verdes y de una a tres más que han empezado ya a amarillear y a necrosarse, por más que mantengan todavía una parte verde.

Cuando la planta se encuentra en período reproductivo, el esquema de producción de hojas es más complejo, ya que:

- cuando se inicia el período, se reduce el ritmo de aparición de hojas;
- posteriormente, cuando los entrenudos se alargan rápidamente, se acelera el ritmo de aparición de las hojas, por efecto de dicho alargamiento;
- finalmente, en el momento en que aparece la hoja terminal, cesa la aparición de hojas en el vástago correspondiente.

En trigo, la máxima superficie foliar por vástago se alcanza cuando la hoja bandera está completamente extendida, lo que ocurre cerca del espigado.

3.2.2. Factores

Interesa distinguir los factores que influyen en el número de hojas vivas presentes en cada hijuelo (la planta, de hecho, es la suma de los hijuelos y el vástago principal) y los factores que determinan su dimensión y peso. A su vez, el número de hojas vivas que tiene un hijuelo en un momento concreto depende de: a) la velocidad con que aparecen y b) la rapidez con que mueren o su longevidad.

Velocidad de aparición de nuevas hojas

El ritmo de formación de los primordios de hoja en el ápex y el ritmo con que aparecen las hojas visibles al exterior de la vaina no coinciden. Pueden distinguirse especies de gramíneas cuya velocidad de formación de primordios sea muy superior a la evolución de las hojas y en las que, en consecuencia, se acumulen, en un ápex alargado, hasta 15-20 primordios no desarrollados (tal es el caso de algunas gramíneas pratenas), y otras, como los cereales, que por regla general presentan pocos primordios sin desarrollar (en trigo y en cebada, antes de la emergencia de la primera hoja, se han diferenciado de 2 a 3 primordios, además de los presentes en el embrión de la semilla). El ritmo de crecimiento de la superficie foliar está condicionado, básicamente, por el ritmo de emergencia de las hojas.

Durante el período vegetativo, las hojas aparecen a intervalos regulares si se mantienen las condiciones del medio y, cuando éstas cambian, el factor que ejerce mayor influencia es la **temperatura**.

El *ritmo de emergencia de las hojas* aumenta al hacerlo la temperatura hasta un óptimo, a partir del cual disminuye. La temperatura óptima, es decir, la temperatura para la cual el período entre la aparición de dos hojas resulta mínimo, es siempre bastante elevada, inferior para las gramíneas de la zona templada (para el raigrás inglés entre los 18 y los 25 °C) y superior para las gramíneas tropicales (29-32 °C para *Paspalum dilatatum*). Estas últimas desarrollan más hojas que las primeras a temperaturas elevadas, si bien evolucionan más lentamente cuando las temperaturas son bajas.

Se ha establecido que el número de hojas del vástago principal es una función lineal de los grados-día acumulados. No obstante, el número de grados-día necesarios para la producción de una hoja o *filocrón* no es constante, sino que varía con la especie, con el cultivar y con las condiciones del medio: además de la temperatura influye el fotoperíodo (Wilhelm y McMaster, 1995), tal como se pone de manifiesto en la figura 3.11.

Al aumentar el *fotoperíodo*, se incrementa el ritmo de aparición de hojas y el filocrón decrece (figura 3.11 b). Ello permite explicar por qué en el trigo y la cebada cultivados en condiciones naturales, el filocrón varía según la fecha de siembra.

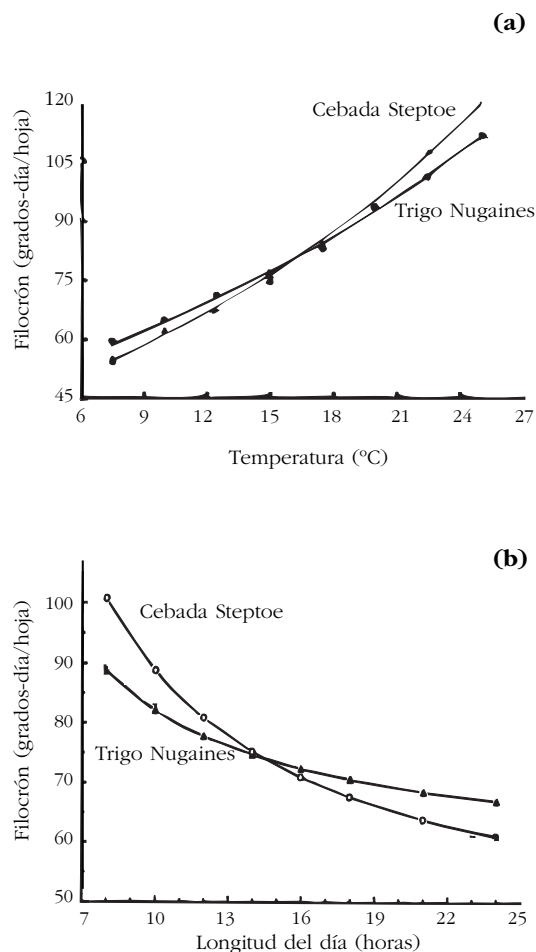


Figura 3.11. Efecto de la temperatura y el fotoperíodo sobre el filocrón en cultivares de trigo y cebada (CAO y Moss, 1989 a y b).

Los restantes factores del medio revisten una importancia muy inferior a la de la temperatura:

1. La *luz* acelera la aparición de nuevas hojas y modifica ligeramente la suma de temperaturas necesaria (por tanto, se da una interacción positiva entre luz y temperatura). No obstante, si la iluminación es muy baja, el ritmo de aparición de hojas desciende bruscamente.
2. El *nitrógeno* también acelera ligeramente dicho ritmo, pero sólo cuando se trata de plantas bien iluminadas.

Para algunos autores, en trigo, el nitrógeno y la disponibilidad de agua no afectan al ritmo de aparición de hojas.

Longevidad de las hojas

En comparación con muchas especies de dicotiledóneas, la longevidad de las hojas de las gramíneas es baja: en algunos casos puede ser de tan sólo tres semanas. Se sabe que en ella influyen considerablemente los siguientes factores:

1. La *temperatura*. El calor acelera la muerte de las hojas.
2. La *evolución de la propia temperatura*. Para una misma temperatura media, las hojas se mantienen durante un tiempo mayor cuando las temperaturas disminuyen (en otoño) que cuando aumentan (primavera).
3. El efecto del *nitrógeno*. No está establecido, aunque si escasean los nutrientes o el agua, puede esperarse una senescencia y muerte más precoces que cuando las condiciones del medio sean más favorables para las plantas.
4. La *iluminación*. Parece no ejercer influencia; no obstante, la falta de luz tendría los mismos efectos que la falta de nutrientes o de agua.

Dimensión y peso de las hojas

La dimensión y el peso de las hojas varían según la pauta de desarrollo de la propia planta y por influencia de los factores externos.

En relación con la planta, está bien establecido que la cebada manifiesta mayor vigor inicial que el trigo, la avena e, incluso, que el triticale (su superficie foliar antes de la iniciación floral puede doblar a la del trigo), lo que le proporciona claras ventajas en ambientes secos mediterrá-

neos. Este mayor vigor no se debe a que el ritmo de aparición de hojas o hijuelos sea más rápido, ni a diferencias en la tasa de crecimiento vegetativo a partir del estadio de dos hojas, sino a lo que sucede entre la germinación y el estadio de 2 hojas: básicamente se debe a que la cebada, seguida del triticale, tiene un embrión más importante que el trigo y la avena (López-Castañeda y col., 1996).

Durante el período vegetativo, tanto el limbo como la vaina de las sucesivas hojas de un hijuelo van alargándose cada vez más (con tal de que se mantengan las condiciones ambientales); en cambio, durante el período reproductivo, cuanto más arriba del tallo se sitúa una hoja, mayor es la relación entre la longitud de la vaina y la del limbo. Por ello, cuando se trata de determinar la acción de los factores del medio sobre las características de las hojas es necesario comparar hojas que tengan la misma edad y posición.

Por otra parte, hay que tener en cuenta que la influencia de los factores ambientales se manifiesta durante el crecimiento de las hojas, pero no sobre las hojas adultas.

Los factores ambientales que ejercen mayor influencia son el nitrógeno, la humedad, la luz y la temperatura:

1. El *nitrógeno* actúa incrementando tanto la dimensión como el peso de las hojas.
2. La *sequía* actúa en sentido inverso al del nitrógeno.
3. Un grado elevado de *iluminación* contribuye a acortar la longitud de las hojas y a aumentar la anchura, el grosor y el peso de las mismas, mientras que un grado exiguo de iluminación provoca el efecto contrario, es decir, el ahilamiento (hojas de mayor longitud y de menor peso).
4. La superficie de la hoja está en relación directa con la *temperatura*, hasta llegar a un punto óptimo (20-25 °C para el trigo y para las gramíneas pratenses de la zona templada); no obstante, la temperatura óptima para asegurar el crecimiento longitudinal es más elevada que la que produce la máxima anchura, de tal modo que, por regla general, las hojas tienden a ser más cortas y anchas en invierno y más largas y estrechas en verano. Las temperaturas excesivamente elevadas producen un efecto semejante a la falta de luz.

De un modo general, el efecto de la temperatura, si no se da un estrés hídrico o falta nitrógeno en el suelo, es el determinante para la producción de hojas. Así, en festuca elevada, se ha comprobado que la producción de tejido foliar a 25 °C es 4 veces superior a la correspondiente a 10 °C. Ello se debe a que se dobla el ritmo de aparición de hojas, se multiplica por 4 el ritmo de crecimiento de las mismas, pero se reduce a la mitad el tiempo de crecimiento, tal como se muestra en la figura 3.12

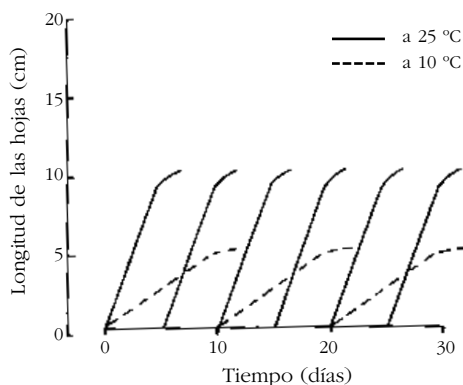


Figura 3.12. La Festuca arundinacea produce 4 veces más hojas a 25 °C que a 10 °C: las hojas aparecen 2 veces más rápido y crecen 4 veces más deprisa, pero sólo durante la mitad del tiempo (adaptada de ROBSON y col., 1988).

3.2.3. Consecuencias agronómicas

Durante esta fase se consolida el número de plantas/m², ya que el frío puede afectar a las plántulas poco desarrolladas.

1^a El **establecimiento** de los cereales de invierno y de las gramíneas pratenses en otoño debe realizarse pronto, para asegurar que las plántulas estén desarrolladas cuando se produzcan los fríos más intensos. En general, no suelen presentarse problemas en este sentido.

2^a Cuando un cultivo de gramíneas o un prado en estadio de hoja alcanzan una producción adecuada es conveniente aprovecharlos. De lo contrario, aunque la producción del corte pueda mantenerse a causa del crecimiento de nuevas hojas, la **calidad del forraje** disminuye por la acumulación de hojas muertas. Pero durante el invierno, si el frío no mata directamente a las hojas, la calidad de la hierba se conserva durante más tiempo que en primavera o verano, épocas en que las hojas mueren rápidamente.

3^a En un prado cuya densidad es excesiva, la **muerte de hojas** debida a la falta de luz puede perjudicar a la calidad del forraje y al ritmo de crecimiento global de modo notable, pero a menudo no se presta la debida importancia a este hecho.



Figura 3.13. En nuestras condiciones, las plántulas de cereales de invierno, como la cebada, no suelen sufrir problemas de frío.

3.3. Ahijado

3.3.1. Descripción

El **hijuelo** constituye la unidad básica de una mata de gramínea y, en general, se comporta como una planta independiente. Cada hijuelo nace de un meristemo lateral situado en la axila de una hoja (en trigos y cebadas, sobre todo, suele aparecer un hijuelo de coleóptilo).

La formación de hijuelos equivale a un proceso de ramificación. Dado que el tallo no se alarga, los hijuelos se amontonan junto al ápex del vástago inicial, en una zona situada cerca de la superficie del suelo, y se constituye así la *macolla*, llamada también *nudo de ahijado* (figura 3.8).

El desarrollo de un hijuelo se plasma en la formación de las hojas correspondientes, tal como sucede con el vástago inicial. De la axila de dichas hojas nacerán, a su vez, nuevos hijuelos (hijuelos de orden secundario) y así sucesivamente (figura 3.14), de tal modo que el proceso de ramificación podría ser indefinido: hojas, hijuelos con nuevas hojas, nuevos hijuelos, etc. y mostrar un crecimiento exponencial (figura 3.15).

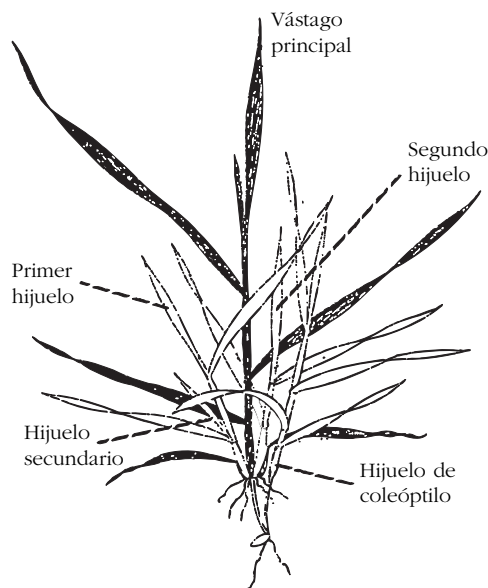


Figura 3.14. Esquema de una mata de trigo que muestra el vástago principal e hijuelos primarios y secundarios.

En la práctica, este proceso no es tan simple, sino que muchas de las yemas laterales no se desarrollan y permanecen en estado latente durante un período de tiempo más o menos largo

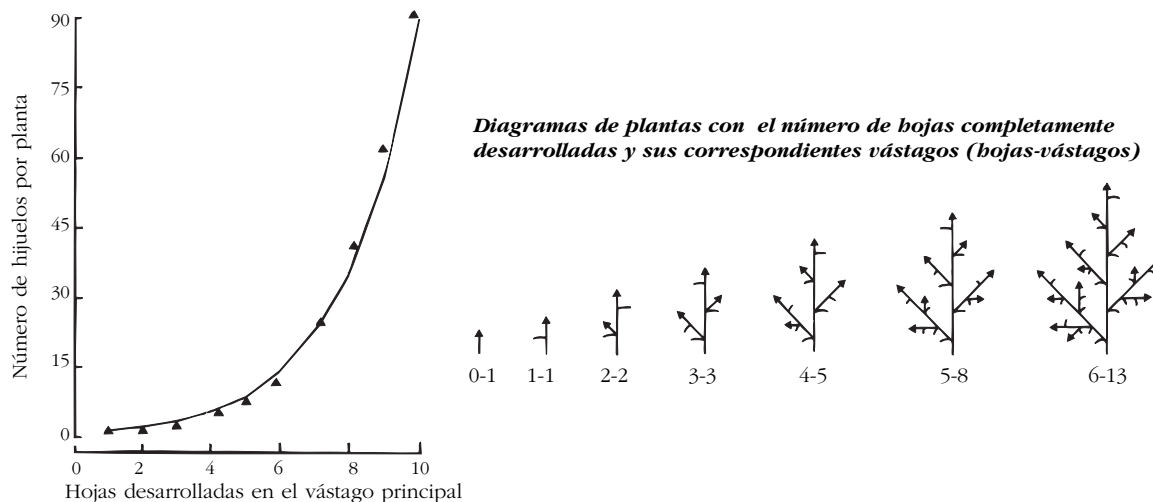


Figura 3.15. Producción de hijuelos en plantas aisladas de raigrás inglés situadas en condiciones favorables (ROBSON y col., 1988).



Figura 3.16. Mata de *Poa annua* que muestra hijuelos de diferente desarrollo (HUBBARD, 1968).

después del cual, si no han tenido ocasión de desarrollarse, mueren (lo contrario sucede con las hojas, las cuales, una vez diferenciadas, se desarrollan). Este fenómeno es debido a limitaciones de dos tipos:

- la *competencia* entre los hijuelos por el espacio, la luz, el agua, etc.
- el *comienzo del período reproductivo* o fase siguiente, ya que se produce una inhibición hormonal desde los ápices ya diferenciados en ápices reproductivos.

Cuando aparecen los hijuelos, nacen también, en los nudos de la base de la macolla, las **raíces adventicias**, las cuales persistirán durante un período muy superior al de las hojas, e incluso al de los mismos hijuelos.

Una planta, en un momento determinado, presenta diversidad de hijuelos, distintos no tan sólo en cuanto al orden jerárquico, sino también por su estado de desarrollo y tamaño (figura 3.16): algunos se mantendrán muy pequeños, con pocas hojas; otros, en cambio, alcanzarán un gran desarrollo y darán origen a distintos hijuelos derivados.

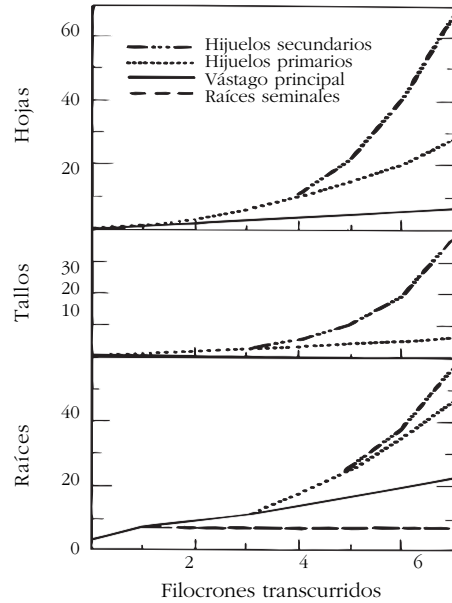


Figura 3.17. Número de hojas, tallos y raíces desarrollados por los distintos vástagos de una mata de trigo en función de la temperatura acumulada (KLEPPER y col., 1984).

La participación del vástago principal en el número total de hojas y raíces de la planta es proporcionalmente superior a la que corresponde a los hijuelos primarios y la de éstos superior a la de los hijuelos derivados, especialmente por lo que respecta a las raíces, según puede observarse en la figura 3.17.

Cuando las condiciones ambientales son muy poco propicias (hielo, sequía), los hijuelos pueden llegar a morir, pero es posible también que pierdan tan sólo las hojas y que el ápex se mantenga vivo y origine nuevas hojas en el momento en que las condiciones del medio sean favorables. La diversidad de hijuelos se manifiesta, asimismo, en la respuesta frente a las condiciones adversas de desarrollo; así, puede suceder que los hijuelos poco desarrollados desaparezcan, mientras que los mejor desarrollados ofrezcan mayor resistencia.

Probablemente, el nitrógeno y las demás sustancias orgánicas de los hijuelos que mueren por competencia son transferidos hacia los que permanecen vivos; la traslocación de dichas sustancias tiene lugar incluso antes de producirse la senescencia de las distintas hojas.

3.3.2. Factores

La facultad de producir hijuelos es una característica *específica y varietal*, y está mucho más desarrollada en las gramíneas pratenses que en los cereales. Estos últimos presentan, respecto a su aptitud para el ahijado, el siguiente orden descendente específico: centeno, cebada, trigo blando y avena, trigo duro y triticale, sorgo y maíz.

Con independencia de la especie y de la variedad, los factores externos pueden ser muy determinantes en la producción de hijuelos. La acción de dichos factores parece indicar que la transformación de las yemas axilares en hijuelos viene facilitada por la cantidad de glúcidos que la planta acumula en su base.

Dado que los hijuelos nacen en la axila de las hojas, el proceso de ahijado está sometido a las limitaciones que influyen sobre la aparición de aquéllas; en cambio, no resulta forzosamente estimulado en el caso de que las condiciones sean favorables a la evolución de las mismas.

La *luz* constituye el factor externo que ejerce mayor influjo en el ahijado, pero es necesario que penetre hasta el lugar en el que se encuentran las yemas, es decir, a ras de suelo. En consecuencia,

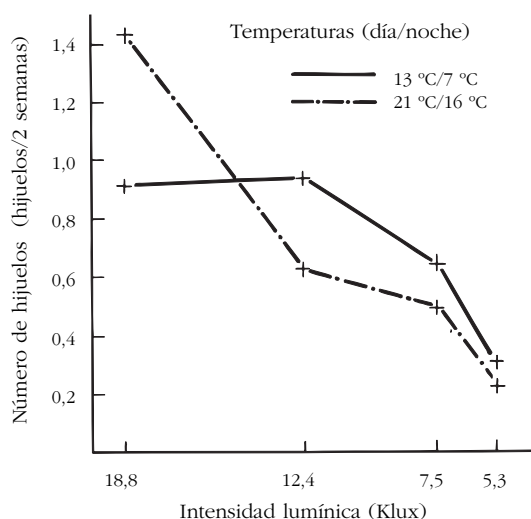


Figura 3.18. Ritmo de aparición de hijuelos en gramíneas pratenses a dos temperaturas y a diferentes intensidades lumínicas (LANGER, 1979).



Figura 3.19. El sorgo, a diferencia del maíz, puede producir abundantes hijuelos y compensar así los efectos de una mala nascencia.

cuando el cultivo es denso, se produce una competencia por la luz que determina un bajo número de hijuelos/m².

La figura 3.18 muestra la influencia que ejerce la iluminación sobre el ahijado y la interacción entre ésta y la temperatura: para una elevada intensidad luminosa, la velocidad de ahijado es mayor a temperaturas más altas; en cambio, cuando se reduce la iluminación, las temperaturas inferiores son más favorables.

Hay que observar que la influencia de la *temperatura* es distinta sobre el ahijado que sobre la aparición de nuevas hojas: así, las temperaturas elevadas no resultan favorables al desarrollo de hijuelos (probablemente por el hecho de aumentar el consumo de carbohidratos solubles), mientras que las temperaturas bajas limitan sobre todo la aparición de hojas y la de sus yemas correspondientes. Como consecuencia, el óptimo de temperatura para el ahijado es inferior al que corresponde a la aparición de hojas.



Figura 3.20. La sequía no tan sólo limita la producción de hojas e hijuelos sino que también puede provocar la pérdida de los mismos, como en esta cebada.

El efecto de los nutrientes, especialmente del *nitrógeno*, sobre el ahijado es notable y su correlación, positiva, con tal que la iluminación sea suficiente, pues, de lo contrario, resultaría perjudicial. El nitrógeno de que puede disponer una gramínea no sólo afecta al número de hijuelos formados, sino también al ritmo de aparición de los mismos. En la figura 3.21, que resume una experiencia de Aspinall (1961), se pone de manifiesto que:

1. Niveles superiores de nitrógeno aseguran mayores producciones de hijuelos.
2. La aportación semanal de nitrógeno (figura 3.21 b) no sólo permite que se alcance un mayor número de hijuelos por planta, sino que también modifica el ritmo de aparición de los mismos; se logra así una producción ininterrumpida de hijuelos y se salva el bache de la fase de encañado, siempre que el nivel de la aportación de nitrógeno sea elevado.

El efecto del *agua* sobre el ahijado ha sido poco estudiado. En cualquier hipótesis, es evidente que la carencia de agua actúa negativamente. En general, la producción de hijuelos y la persistencia de los mismos está en directa relación con el nivel de agua del suelo (figura 3.20).

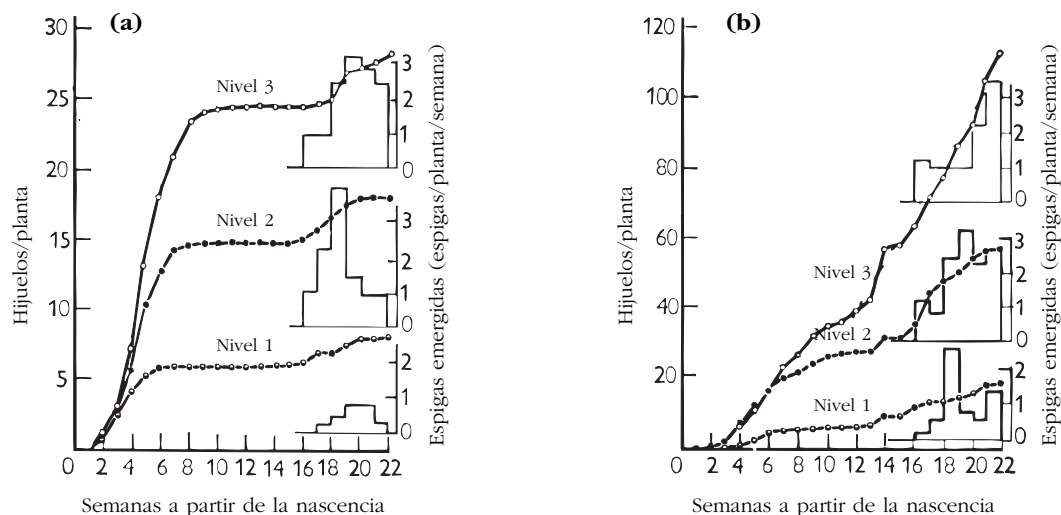


Figura 3.21. Evolución del ahijado y del espigado de la cebada bajo diversos regímenes y niveles de abonado nitrogenado: (a) todos los nutrientes son aplicados antes de la germinación; (b) los nutrientes se aplican semanalmente (LANGER, 1979, según ASPINALL, 1961).

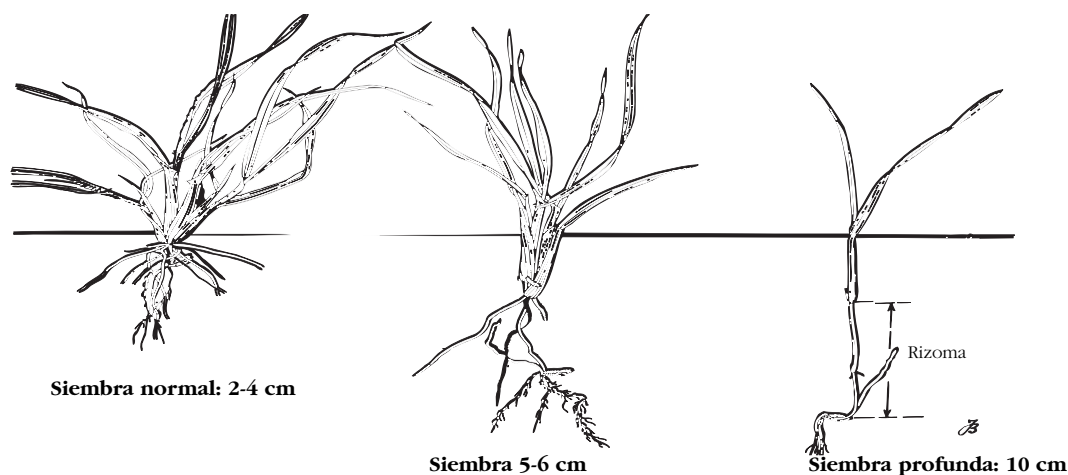


Figura 3.22. Incidencia de la profundidad de siembra sobre el ahijado (adaptada de BARLOY y BOUGÉ, 1964).

Al abonar con nitrógeno la festuca elevada aumenta en mayor medida la densidad de hijuelos que el peso de los mismos; pero cuando la densidad es mayor, los nuevos aportes de N afectan sobre todo al peso de los hijuelos (Nelson, 1994).

En algunas ocasiones, una *presión mecánica* puede inhibir el desarrollo de un hijuelo, tal como sucede cuando se trata de una yema situada entre dos hijuelos ya desarrollados y muy próximos. De

tal modo es así que el momento crítico para el desarrollo de un hijuelo lo constituye, probablemente, su salida de la cavidad axilar.

En el caso particular de los cereales de invierno, se dan otros factores que influyen grandemente en el ahijado:

- la *profundidad de siembra*, que actúa negativamente, tal como indica la figura 3.22;
- la *densidad de siembra*, ya que en las siembras más claras el número de hijuelos por planta es más elevado y, a su vez, mueren menos hijuelos en el momento del encañado (figura 3.23).

Cuando el ápex se transforma y evoluciona formando una inflorescencia y ésta madura, los hijuelos mueren.

La *competencia* constituye la segunda causa, por orden de importancia, de la muerte de los hijuelos. Debido a la competencia, no tan sólo dejan de producirse nuevos hijuelos, sino que si ésta es fuerte, especialmente cuando se inicia el período reproductivo, muere una gran cantidad de ellos, sobre todo los más jóvenes y peor situados.

Otros factores de menor importancia que provocan la muerte de los hijuelos son los accidentes, tales como el pisoteo, o bien los ataques de insectos y enfermedades.

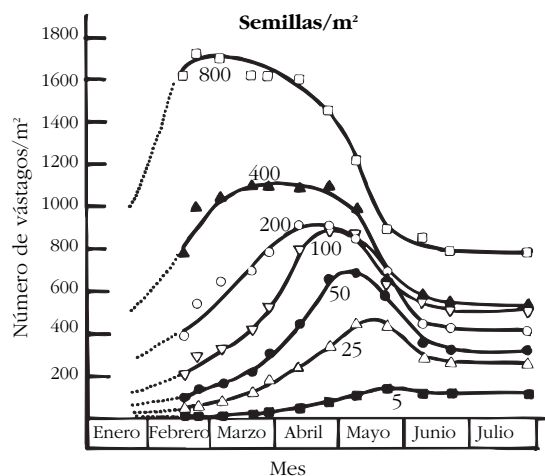


Figura 3.23. Evolución del número de vástagos por m² durante el cultivo del trigo, sembrado a distintas densidades (DARWINKLE, en SIMMONS, 1978).

3.3.3. Ciclo anual de ahijado

La evolución del número de hijuelos por planta es el resultado del balance entre la aparición y la muerte de los mismos. Aunque la producción de hijuelos, en las gramíneas pratenses, es continua, se presentan tendencias estacionales (a causa de la variación de los factores antes citados). Así:

- A la *salida del invierno*, cuando se inicia el rebrote, el número de hijuelos aumenta.
- Durante el *encañado* o período reproductivo mueren muchos hijuelos jóvenes, pero ello depende de la especie y, sobre todo, del sistema de aprovechamiento (frecuencia de cortes) cuando se trata de gramíneas pratenses.
- *Después del primer corte* el número de hijuelos aumenta.
- En *pleno verano* no nacen hijuelos, por efecto del calor, y algunos pueden morir por sequía.
- El *otoño* es una época de ahijado activo. Téngase en cuenta que en verano pueden haber nacido muchas hojas, favorecidas por las altas temperaturas.

- En *invierno*, si las temperaturas son suaves, puede existir ahijado, pero el frío detiene el crecimiento y, si es muy acusado, puede, incluso, causar la muerte de algunos hijuelos.

La figura 3.24, obtenida como promedio de los datos de diversas experiencias para cada uno de los meses del año, sugiere que el número de hijuelos está relacionado con el nivel de radiación solar. Para interpretar correctamente la referida figura hay que tener en cuenta que se trata de experiencias realizadas en condiciones de temperatura y humedad favorables al desarrollo del raigrás inglés.

Los cereales han de considerarse como un caso particular de lo que antecede: la aparición de hijuelos se inicia en otoño, desde que la planta tiene 3 ó 4 hojas; se interrumpe durante el invierno, a causa del frío, y se acelera a la salida del invierno, hasta la crisis del encañado, que es muy fuerte y que no tan sólo interrumpe definitivamente el proceso sino que ocasiona la muerte de gran número de hijuelos (figura 3.23). Por ello, en este caso concreto, puede hablarse de fase de ahijado, ya que después de espigar y madurar la planta muere.

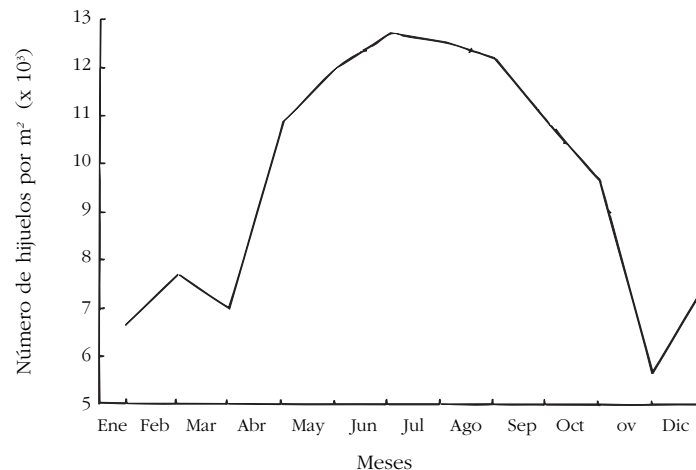


Figura 3.24. Evolución del número de hijuelos por m² a lo largo del año en prados de raigrás inglés (DAVIES, 1988).

3.3.4. Consecuencias agronómicas

- 1^a En **cereales de invierno**, la *producción de hijuelos* puede ser importante para la determinación del rendimiento. No obstante, la capacidad de producir hijuelos no constituye una cualidad intrínsecamente positiva para un cereal, sino tan sólo una característica que hay que conocer con el objeto de manejar adecuadamente el cultivo.
- 2^a En general, las siembras poco densas, o con bajo número de plantas establecidas, pueden compensarse en gran medida por un mayor número de hijuelos. En este sentido, cabe destacar la *plasticidad* de los cereales de invierno respecto a la siembra.
- 3^a La utilización de *abono nitrogenado* permite forzar el ahijado y, a su vez, reducir la mortalidad de los hijuelos durante el encañado, si bien debe aplicarse con independencia en ambos casos.
- 4^a La presencia de *hijuelos improductivos* actúa negativamente sobre la producción, especialmente en condiciones de escasez de agua o nutrientes. Por ello, es conveniente orientar el cultivo hacia la producción de hijuelos adecuada a cada situación. De ahí la importancia de manejar correctamente el abonado nitrogenado durante el ahijado, con el objeto de no favorecer un excesivo número de hijuelos que compitan entre sí en el momento de transformarse en reproductivos.

- 5^a La *capacidad de ahijar* de las **gramíneas pratenses** se considera uno de los principales componentes del rendimiento; pero ello no es cierto de una manera general, ya que cuanto mayor sea el número de hijuelos menor será su peso, según la ley de los $-3/2$ (Yoda y col., 1963 y figura 3.25). Sin embargo, en dos circunstancias la capacidad de ahijar es favorable para la producción de un prado: después de la siembra, porque el cultivo no cubre totalmente el suelo, y cuando el ritmo de explotación es muy rápido y las plantas no tienen tiempo de cubrir de nuevo el suelo antes del siguiente aprovechamiento.

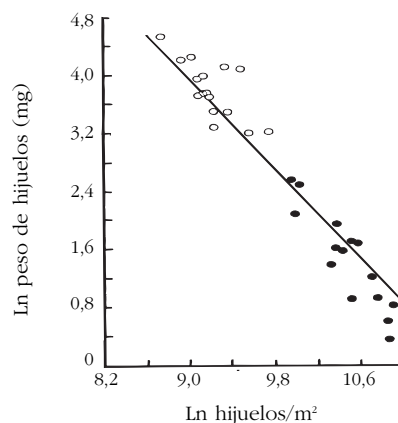


Figura 3.25. Relación entre el peso y la densidad de hijuelos en un prado de raigrás inglés explotado por siega (círculos blancos) o por pastoreo (círculos negros), según DAVIES (1988).



Figura 3.26. Abonado nitrogenado de cobertera en cebada.

3.4. Producción de materia seca durante el período vegetativo

3.4.1. Descripción

Una gramínea joven tiende a crecer a un ritmo exponencial, el cual disminuye a medida que las hojas envejecen y pierden eficiencia fotosintética. Si esta planta forma parte de una población cerrada, un prado, el crecimiento exponencial tiene lugar sólo durante un período breve de tiempo, porque las hojas se cubren entre ellas.

En un prado recién cortado, después de una fase inicial de crecimiento lento, sucede una fase de crecimiento cada vez más rápido (figura 3.28), ya que cada nueva hoja formada permite que la planta capte más luz, hasta llegar a cubrir completamente el suelo. Después de esta fase de crecimiento rápido, sucede una fase de crecimiento cada vez más lento.

A partir del momento en que la cubierta vegetal alcanza una superficie óptima, ya no puede captar más luz, pero la respiración del cultivo sigue aumentando. Cada vez hay más hojas en la sombra y se reduce su capacidad fotosintética. La fotosíntesis neta y el ritmo de crecimiento de la



Figura 3.27. Ballico italiano durante el invierno, con numerosas hojas muertas.

planta disminuyen lentamente al principio y más rápidamente a continuación.

Si no se corta el prado, el incremento de producción es anulado por el aumento de hojas muertas y, posteriormente, se produce incluso una pérdida neta de órganos verdes (figura 3.28).

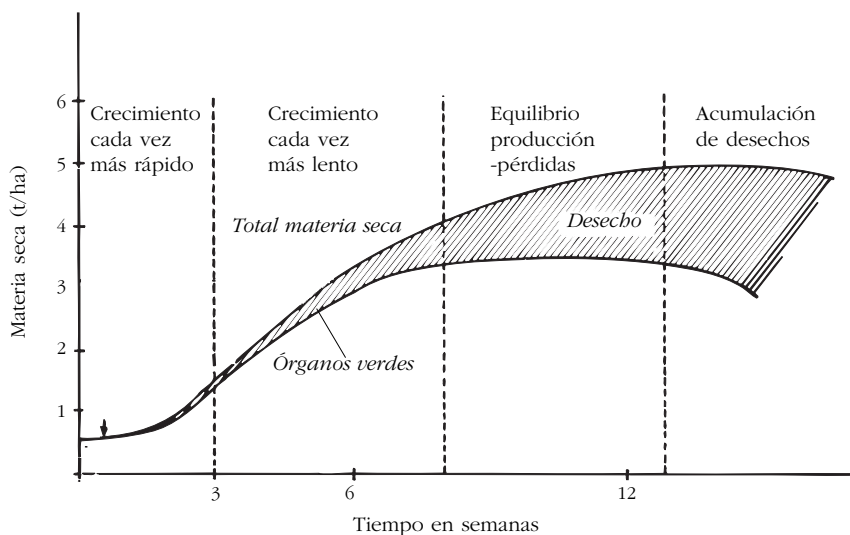


Figura 3.28. Evolución del crecimiento de una gramínea pratense durante el período vegetativo (GILLET, 1980).

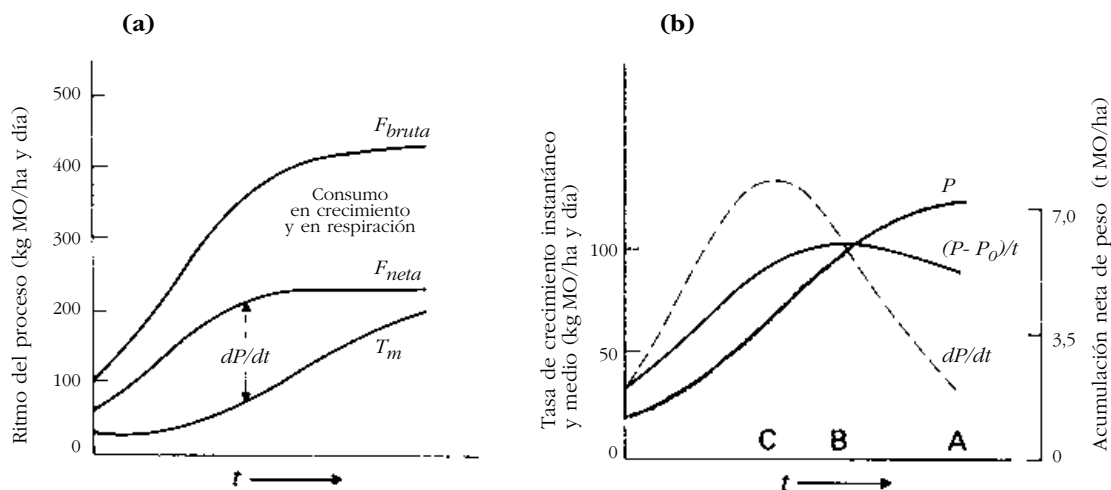


Figura 3.29. (a) Cambios en el ritmo de formación de fotosíntesis bruta (F_{bruta}), de producción bruta de materia orgánica (F_{neta}) y de muerte de tejidos (T_m) durante el crecimiento de un prado hasta que el LAI alcanza un techo. (b) Estos cambios se traducen en una producción del cultivo (P), acumulada de la producción instantánea (adaptada de ROBSON y col., 1989).

La productividad del cultivo o acumulación de materia seca por unidad de superficie durante el período vegetativo se manifiesta en las hojas e hijuelos formados y que permanecen verdes. La formación de hojas (e hijuelos) es consecuencia de la fotosíntesis neta acumulada por la planta, es decir, de la fotosíntesis bruta formada por la cubierta vegetal menos las pérdidas por crecimiento y por respiración de las plantas. Este balance es variable en el tiempo.

En un principio (gramínea joven o prado recién cortado), la escasa superficie foliar sólo permite una lenta acumulación fotosintética. A medida que se forman nuevas hojas, se incrementa exponencialmente la capacidad fotosintética; pero las nuevas hojas se somborean entre ellas y también disminuye su eficiencia, con lo que el ritmo de formación de fotosíntesis bruta disminuye. Finalmente, al alcanzar una superficie fotosintética máxima, se estabiliza la formación de fotosíntesis bruta, tal como describe la curva F_{bruta} de la figura 3.29, a.

El consumo de carbono, como consecuencia de la formación de nuevos tejidos y de la respiración de la planta, varía, en las gramíneas de tipo atlántico, entre el 25% y el 50% del total acumulado fotosintéticamente, de modo que la fotosíntesis neta se sitúa entre el 75% y el 50% de la

fotosíntesis bruta y se estabiliza en este último porcentaje (curva F_{neta}).

Las hojas formadas mueren en unas semanas (apartado 3.2.2). Como consecuencia, el ritmo de muerte de hojas (curva T_m) influye decisivamente en la acumulación neta de materia seca. La muerte de hojas puede llegar a ser, incluso, superior a la formación de hojas nuevas.

La producción de materia seca del cultivo corresponderá (figura 3.29, a) a la diferencia entre las curvas instantáneas F_{neta} y T_m y se representa en la figura 3.29, b por medio de la curva dP/dt , que indica el crecimiento instantáneo de la producción.

La curva P (figura 3.29, b), integral de la curva dP/dt , se corresponde con la característica curva sigmoideal que representa la acumulación neta de forraje en cultivos desarrollados a partir de la siembra o después de un corte.

Es importante destacar que el mecanismo por el cual las gramíneas de clima templado alcanzan el umbral de producción no es el que se había propuesto: las plantas no dejan de fotosintetizar porque la demanda respiratoria se lo impida ya que, al morir las hojas, se aseguran la presencia de suficiente carbono para aquella función. Lo que se establece es un equilibrio dinámico (fotosíntesis neta – muerte de hojas) de modo que se reemplaza la masa total de hojas a intervalos frecuentes.

3.4.2. Factores

La productividad es el resultado de la integración de factores endógenos de la propia planta (genéticos, anatómicos, fisiológicos, etc.) con los ambientales y los derivados de las prácticas culturales.

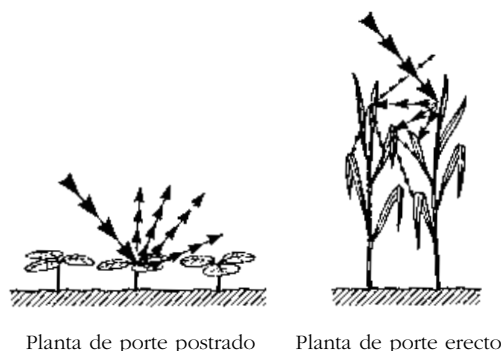
En relación con la planta, hay que destacar dos aspectos importantes que afectan a la captación de la luz y a la utilización de la energía solar captada: por una parte, su estructura y, por otra, el mecanismo bioquímico de la fotosíntesis (gramíneas C_3 y C_4).

Diferencias estructurales

Las gramíneas tienen portes más o menos erectos (apartado 1.1), presentándose incluso diferencias dentro de una misma especie, como en el raigrás inglés (figura 3.30).

La captación de la luz aumenta a medida que crece el índice de área foliar (LAI), pero depende también de la forma, tamaño y orientación de las hojas. Se valora por un «coeficiente de extinción» de la luz, K , que relaciona inversamente la superficie foliar con su proyección sobre el suelo.

Al principio del crecimiento, un valor bajo del coeficiente K , propio de las plantas erectas, resulta inconveniente, ya que entonces el dosel



Planta de porte postrado Planta de porte erecto

Figura 3.31. Acción del porte de la planta sobre el aprovechamiento de la luz en un cultivo cerrado: el porte postrado refleja totalmente la luz, mientras que en plantas de porte erecto se recupera parte de la luz reflejada (adaptada de GILLET, 1981).

foliar capta menos luz; pero cuando la cubierta vegetal se cierra, son las plantas erectas las que captan más luz, ya que ésta, al reflejarse, no se pierde totalmente, sino que se difunde en profundidad en el dosel foliar (figura 3.31).

La diversa estructura de las gramíneas tiene importantes consecuencias en relación con el manejo de los prados y su rebrote (véase el apartado 6.2.3).

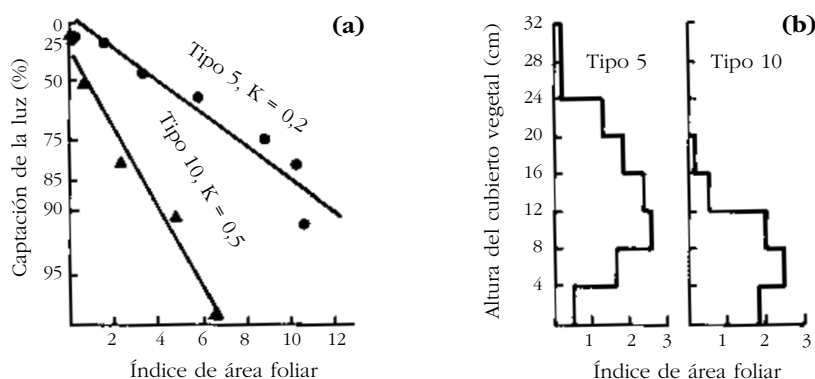


Figura 3.30. El porcentaje de captación de la luz solar, representado en (a) a escala logarítmica, varía según el índice del área foliar y según la estructura de la planta (b). El raigrás inglés tipo 5 tiene hojas largas e hijuelos erectos, mientras que el tipo 10 tiene hojas cortas e hijuelos postrados (adaptada de PEARSON e ISON, 1989).

Gramíneas C_3 y C_4

Como es sabido, las *gramíneas tipo C_3* (las prateras de clima atlántico y los cereales de invierno) presentan las siguientes características adaptativas:

- óptimos de producción entre los 15 y 20 °C,
- necesidad de intensidades luminosas relativamente menores (inferiores a la radiación solar) para una óptima asimilación fotosintética,
- exigencia de suministros hídricos abundantes;
- elevada fotorrespiración.

Por su parte, las *gramíneas tipo C_4* (maíz, sorgo, caña de azúcar y gramíneas forrajeras tropicales) se caracterizan por:

- alcanzar óptimos de producción a mayores temperaturas (30-40 °C),
- precisar intensidades luminosas elevadas (incluso superiores a la radiación solar) para una óptima asimilación fotosintética,
- tener menores exigencias hídricas,
- presentar una fotorrespiración mínima.

Por tanto, las gramíneas C_4 se adaptan mejor a climas con alta intensidad luminosa, temperaturas relativamente elevadas y menor disponibilidad hídrica.

El arroz y los bambúes, que son plantas C_3 que han evolucionado en los trópicos, tienen por ello un hábito de crecimiento de estación cálida y húmeda (Nelson, 1996).

La productividad potencial de las C_3 se considera, en general, más baja que la de las C_4 (del orden de la mitad e incluso una tercera parte). No obstante, la noción de que la productividad de las gramíneas C_3 es inferior a la de las C_4 ha sido cuestionada recientemente por Snaydon (1991), quien señala que las diferencias no se deben al proceso fotosintético sino que se explican por la diversidad ambiental en la que cada tipo de planta puede desarrollarse.

Si se considera cada planta en su ambiente, las diferencias entre ambos tipos de gramíneas pueden disminuir: hay que tener en cuenta, por ejemplo, que las zonas áridas han sido colonizadas tanto por plantas C_3 como C_4 .

La distribución a lo largo del año del crecimiento de las gramíneas presenta un carácter estacional muy marcado, lo que pone de manifiesto su adaptación al clima. Así, en clima mediterráneo, las plantas C_3 encuentran el ambiente adecuado en primavera, principios de verano y en otoño, presentando una distribución de la productividad bimodal, mientras que las C_4 sólo tienen la época estival, en general más corta, como favorable para la producción (figura 3.32).

A pesar de ello, Belesky y Fedders (1995) han comprobado que las gramíneas C_4 situadas en un clima templado pueden llegar a producir tanto o más que las C_3 (en contradicción con la afirmación de Snaydon), con tal de que el manejo que se les aplique sea el adecuado.

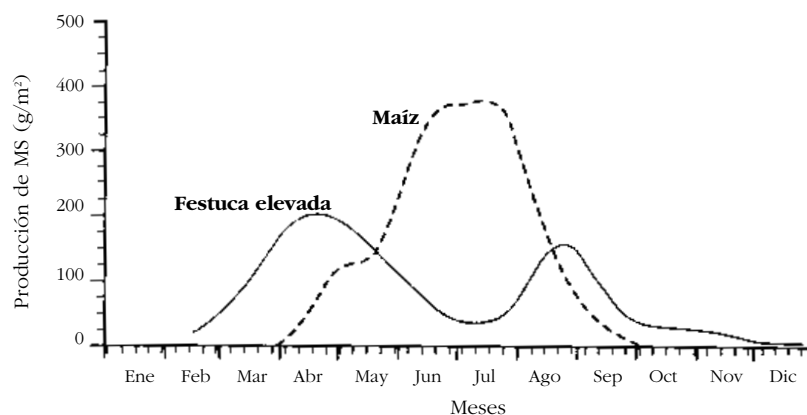


Figura 3.32. En nuestras condiciones, la distribución anual de materia seca de las gramíneas C_3 presenta un carácter bimodal. En cambio, la de las C_4 presenta un único máximo en el estío. Ambos tipos se complementan a lo largo del año (CABALLERO y col., 1977).

Factores ambientales

Los factores del medio que afectan a la producción de hojas e hijuelos (temperatura, humedad del suelo y disponibilidad de nitrógeno) son los que, en general, inciden en mayor medida sobre la producción de materia seca durante el período vegetativo.

La *temperatura* tiene un gran efecto sobre el crecimiento, ya que influye en todos los procesos metabólicos relacionados con el mismo. Así:

- En ausencia de limitación hídrica, la producción de materia seca durante la primavera es proporcional a la suma de temperaturas.
- En cambio, las elevadas temperaturas de verano limitan la producción de las gramíneas prateses de la zona templada a partir de 25 °C para raigrás y de 30 °C para festuca y dactilo.
- Finalmente, las temperaturas invernales limitan o anulan el crecimiento

Las gramíneas pueden agruparse, según su respuesta a las temperaturas, en gramíneas de la zona templada, gramíneas subtropicales y gramíneas tropicales (figura 3.33). Aunque se trata de una simplificación, esta clasificación es muy útil a efectos agronómicos.

El nivel de *humedad* del suelo influye considerablemente sobre la producción de materia seca de las gramíneas. El agua es particularmente importante para su crecimiento en climas con

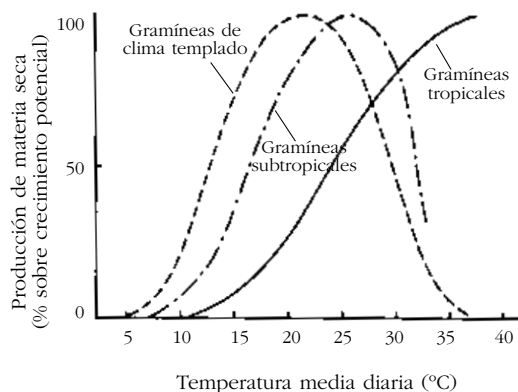


Figura 3.33. Crecimiento de la hierba expresado en porcentaje del crecimiento potencial de cada grupo de especies a su temperatura óptima (PEARSON e ISON, 1989).

Tabla 3.1
Producción primaria neta y eficiencia en el uso del agua de algunos prados de gramíneas (adaptado de PEARSON e ISON, 1989).

Localización	Pluviometría (mm)	Producción biomasa (t/ha y año)		Eficiencia aparente (tMS/tH ₂ O)
		aérea	radicular	
Prados de zona templada				
Colorado, EUA (gramíneas C ₄)	232	10,1	42,2	0,0225
Texas, EUA (gramíneas C ₄)	355	17,6	43,6	0,0172
South Dakota, EUA (gramíneas C ₃)	360	18,8	24,8	0,0121
Oklahoma, EUA (gramíneas C ₃)	674	28,6	25,6	0,0080
Prados tropicales				
Queensland, Australia (gramíneas C ₃)	664	12,2	6,0	0,0027
Queensland, Australia (gramíneas C ₄)	647	15,4	16,5	0,0049

una estación seca, de tal modo que ha sido posible establecer una relación lineal entre el crecimiento de la hierba y la pluviometría media anual en diversos ecosistemas.

Así, por ejemplo, se ha puesto de manifiesto que el agua constituye el factor limitante de la producción estival y otoñal de los prados de gramíneas (si se exceptúa, en algunos casos, el efecto limitante de las temperaturas) y se ha podido establecer una relación lineal entre producción y evapotranspiración real (ETR) de la planta (figura 3.34).

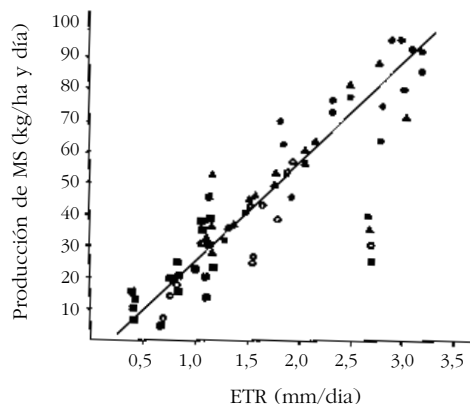


Figura 3.34. Crecimiento de prados de dactilo durante verano y otoño según la fecha del corte anterior y la disponibilidad de agua (ETR) (adaptada de RAPHALEN y LE BRIS, 1985).

Por otra parte, las gramíneas pueden tener distinta eficiencia en el uso del agua. Tal como se muestra en la tabla 3.1, en prados de gramíneas situados en zonas semiáridas, la producción de MS puede variar entre 0,002 y 0,02 gramos por cada gramo de agua transpirado.

Como consecuencia del efecto más favorable de la temperatura y la humedad del suelo y de la capacidad fotosintética de las hojas, el crecimiento vegetativo es mayor en primavera que en ninguna otra estación, mientras que en verano y otoño es muy variable. En estas últimas estaciones se manifiesta en mayor medida el efecto de la especie y de la variedad, excepto en regadío o cuando se da una sequía extrema.

El hecho de que la producción otoñal, a igualdad de temperaturas, sea inferior a la primaveral se debe, en gran medida, a dos factores:

1. A una menor iluminación, por ser inferior la longitud del día.
2. Al cambio de la estructura del cubierto vegetal que conlleva una menor capacidad fotosintética. En efecto, en otoño las hojas se disponen con porte más prostrado y, dado que son cada vez más cortas, la parte superior de la cubierta vegetal está ocupada por las hojas más viejas, cuya capacidad fotosintética es menor.

Por el contrario, la incidencia de las temperaturas nocturnas, superiores en otoño, parece que no ejerce un peso considerable.

El efecto del *nitrógeno* es particularmente notable: las dosis bajas incrementan la producción linealmente; si aumenta la aportación de nitrógeno sigue creciendo la producción, aunque no linealmente, hasta llegar a un techo a partir del cual aquélla puede incluso decrecer.

Las aportaciones de nitrógeno a prados de gramíneas, durante el primer ciclo, interaccionan con la temperatura: se obtiene mayor producción para una suma de temperaturas dada, o se adelanta la brotación y disminuye la integral térmica necesaria para alcanzar un rendimiento dado (figura 3.35a). Durante los rebrotes posteriores, interaccionan con la disponibilidad de agua para la planta, mostrando mayores efectos cuanto mayor es la evapotranspiración real (ETR) del cultivo (figura 3.35 b).

Prácticas culturales

En prados de gramíneas, el régimen de aprovechamientos (altura y frecuencia de cortes) afecta notablemente a la distribución de la producción a lo largo del año y a la producción total de materia seca (apartado 6.2.3).

En cereales de invierno, el adelanto de la fecha de siembra constituye la práctica cultural que más afecta a la producción de forraje en el período vegetativo. Incrementando la dosis de siembra o el nivel de nitrógeno aportado en sementera, también es posible aumentar la producción de forraje durante el invierno.

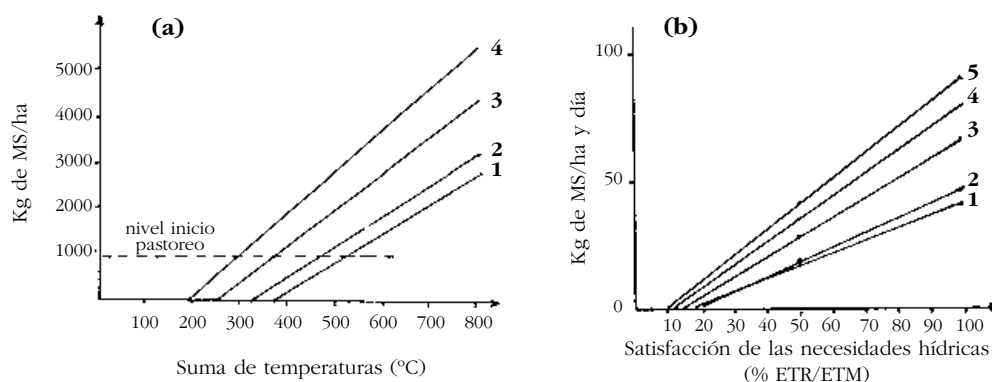


Figura 3.35. Efecto del abonado nitrogenado sobre la producción de un prado de gramíneas. Durante el primer ciclo (a) el N interacciona con la integral térmica, mientras que en los rebrotes posteriores (b), lo hace con la disponibilidad hídrica (ETR). 1, 2, 3, 4, y 5 = niveles crecientes de abonado nitrogenado (adaptada de GAILLARD, 1985).

3.4.3. Consecuencias agronómicas

Durante el período vegetativo, la producción de materia seca de una gramínea se traduce en la creación de hojas e hijuelos, que son necesarios para su posterior desarrollo: la formación de tallos y la producción de semillas.

Cuando lo que se pretende es optimizar la producción de grano, hay que contemplar el acopio de materia seca por la planta como un medio destinado al crecimiento de la propia planta (dosel foliar y volumen del sistema radicular), a la creación de órganos reproductivos (inflorescencias y flores) y a la acumulación de reservas que permitan asegurar aquel objetivo.

Si lo que se pretende es obtener una producción forrajera óptima, hay que razonar en los términos expuestos en los apartados 3.4.1 y 3.4.2 y tener en cuenta que la explotación forrajera implica, en términos generales, que la gramínea brotará. Este aspecto será considerado con más detalle en el capítulo 6.

Dado que las gramíneas se caracterizan porque sus hojas se renuevan periódicamente, es oportuno plantearse la posibilidad de destinar dichas hojas a la producción de forraje, sin perjudicar la posterior cosecha de grano. Éste es el caso de los cereales de invierno pastados durante el período vegetativo.

De acuerdo con lo dicho hasta ahora, se destacan las siguientes consecuencias:

- 1^a En cereales destinados a la producción de grano no parece oportuno fomentar un excesivo **crecimiento vegetativo** dado que, por una parte, se favorecería la evolución de enfermedades criptogámicas y, por otra, se crearía una competencia que podría perjudicar el desarrollo de los hijuelos durante el siguiente período.
- 2^a El **pastoreo de los cereales de invierno** se basa en que éstos ofrecen una buena oportunidad de producción de forraje durante la época invernal, coincidiendo con su período vegetativo. La posterior producción de grano se basará en el rebrote de la planta y dependerá de cómo se haya realizado la defoliación y de las condiciones de desarrollo posterior (véase el apartado 6.1.2).
- 3^a De un modo general, en nuestras condiciones, las **mejores gramíneas forrajeras** son las C₃, puesto que la duración del período vegetativo de las C₄ es limitada y coincide con la época de menor pluviometría.
- 4^a En verano no debería forzarse (con agua y abonado nitrogenado) la producción de los prados de gramíneas de tipo atlántico, ya que las **elevadas temperaturas** no son propicias para el crecimiento de las mismas.



Figura 3.36. Los cereales de invierno pueden ser pastados durante el período vegetativo sin que se resienta la posterior producción de grano (cebada pastada durante el invierno, en Moià, Bages).

3.5. Bibliografía

- ASPINALL, D., 1961. «The control of tillering in the barley plant». *Aust. J. Biol. Sci.*, 14, 493-505.
- BARLOY, J. y BOUGÉ, B., 1964. *Physiologie et biologie des graminées cultivées. Applications pratiques*. Imprimerie Fertré, Rennes, Francia.
- BELESKY, D.P. y FEDDERS, J.M., 1995. «Comparative growth analysis of cool- and warm-season grasses in a cool-temperate environment». *Agron. J.*, 87, 974-980.
- CABALLERO, A., GIL, F. y BERBEL, M., 1977. «La productividad de prados mediterráneos». *Investigación y Ciencia*, 6, 83-98.
- CAO, W. y MOSS, D.N., 1989a. «Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley». *Crop Sci.*, 29, 1018-1021.
- CAO, W. y MOSS, D.N., 1989b. «Daylength effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley». *Crop Sci.*, 29, 1021-1025.
- DAVIES, A., 1988. «The regrowth of grass swards». En M.B. Jones y A. Lazenby (eds.), *The grass crop*. Chapman and Hall, Londres, 85-127.
- GAILLARD, B., 1985. «Fertilisation azotée et productivité des prairies: une affaire de prévision. Application à quelques types de prairies permanentes du Nord-Est». *Fourrages*, 102, 41-52.
- GAN, Y. y STOBBE, E.H., 1996. «Seedling vigor and grain yield of 'Roblin' wheat affected by seed size». *Agron. J.*, 88, 456-460.
- * GILLET M., 1980. *Les graminées fourragères*. Gauthier-Villars, París.
- GILLET, M., 1981. «Physiologie de l'herbe et pâturage». *Fourrages*, 85, 7-21.
- HAZAR, L., 1996. «La plasticité pour une meilleure souplesse d'utilisation des graminées fourragères». *Fourrages*, 147, 293-302
- HERVEY-MURRAY, C.G., 1980. *The identification of cereal varieties*. RHM Arable Services Limited, Londres.
- HUBBARD, C.E., 1968. *Grasses*. Penguin Books Ltd., Harmondsworth, Reino Unido.
- KLEPPER, B., BELFORD, R.K. y RICKMAN, R.W., 1984. «Root and shoot development in winter wheat». *Agron. J.*, 76, 117-122.
- * LANGER, R.H.M., 1979. *How grasses grow*. 2nd ed. Institut of Biology. Studies in biology No. 34. Edward Arnold Ltd., Londres.
- LÓPEZ-CASTAÑEDA, C., RICHARDS, R.A., FARQUHAR, G.D., y WILLIAMSON, R.E., 1996. «Seed and seedling characteristics contributing to variation in early vigor among temperate cereals». *Crop Sci.*, 36, 1257-1266.
- LINDSTROM, M.J., PAPENDICK, R.I. y KOEHLER, F.E., 1976. «A model to predict winter wheat emergence as affected by soil temperature, water potential, and depth of planting». *Agron. J.*, 68, 137-141.
- MCDONALD, JR., M.B., COPELAND, L.O., KNAPP, A.D. y GRABE, D.F., 1996. «Seed development, germination and quality». En L.E. Moser, D.R. Buxton y M.D. Casler (eds.), *Cool-season forage grasses*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 15-70.
- * MOULE, C., 1980. *Céréales*. La Maison Rustique, París.
- NELSON, C.J., 1996. «Physiology and developmental morphology». En L.E. Moser, D.R. Buxton y M.D. Casler (eds.), *Cool-season forage grasses*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 87-125.
- PEARSON, C.J. y ISON, R.L., 1989. *Agronomy of grassland systems*. Cambridge University Press, Melbourne, Australia.
- RAPHALEN, J.L. y LE BRIS, X., 1985. «Production des prairies et climat». *Fourrages*, 102, 19-28.
- ROBSON, M.J., PARSONS, A.J. y WILLIAMS, T.E., 1989. «Herbage production: grasses and legumes». En W. Holmes (ed.), *Grass. Its production and utilization*. 2nd ed. British Grassland Society & Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.

- * ROBSON, M.J., RYLE, G.J.A. y WOLEDGE, J., 1988. «The grass plant – its form and function». En M.B. Jones y A. Lazenby (eds.), *The grass crop*. Chapman and Hall, Londres, 25-83.
- SIMMONDS, S.T., 1987. «Growth, development and physiology». En E.G. Heyne (ed.), *Wheat and wheat improvement*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 77-113.
- SNAYDON, R.W., 1991. «The productivity of C₃ and C₄ plants: A reassessment». *Funct. Ecol.*, 5, 321-330.
- WILHELM, W.W. y McMASTER, G.S., 1995. «Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses». *Crop Sci.*, 35 (1), 1-3.
- YODA, K., KIRA, T., OGAWA, H. y HOZUMI, K., 1963. «Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (intraspecific competition among higher plants)». *J. Biology*, 14, 107-129.

4. Período reproductivo

4.1. Descripción

El comienzo del período reproductivo es difícil de determinar, ya que la planta no presenta modificaciones morfológicas visibles externamente. Tan solo seccionándola y examinada, en una secuencia, el ápex, es posible descubrir las variaciones que éste sufre desde el estadio vegetativo hasta el estadio *doble pliegue*, que se ha tomado tradicionalmente como referencia del inicio del período reproductivo.

Los cambios de orden bioquímico que tienen lugar en la planta no están establecidos, pero sus primeros efectos sobre el ápex se manifiestan en la elongación del mismo, en la súbita formación de primordios de hojas (que apenas se desarrollan) y en la aparición de los primordios de yemas axilares, cuyo desarrollo caracteriza el período reproductivo.

Durante dicho período, cuyos principales estadios se representan en la figura 4.1, pueden diferenciarse dos fases: la *fase de iniciación floral* y la *fase de desarrollo de la inflorescencia*.

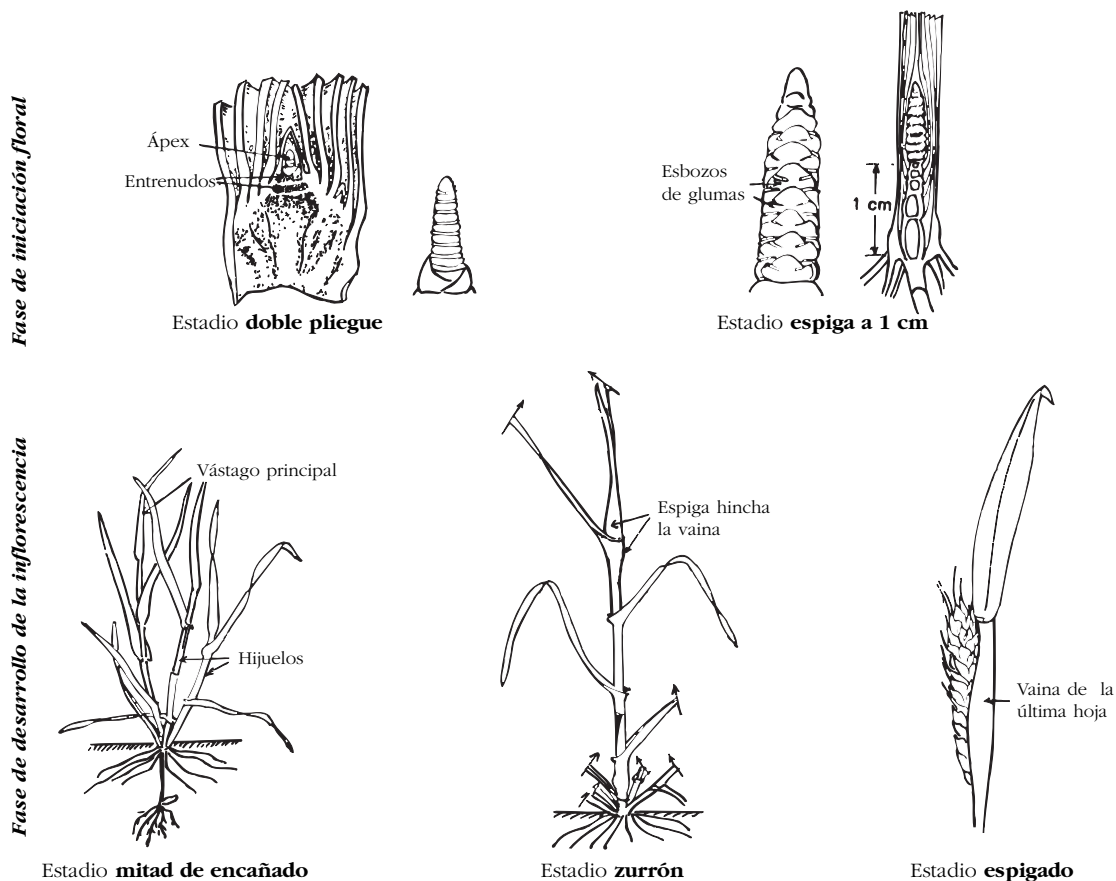


Figura 4.1. Principales estadios del período reproductivo de una gramínea (MOULE, 1980).

4.1.1. Fase de iniciación floral

El estadio de *doble pliegue* marca el comienzo de la **fase de iniciación floral**, durante la cual el *ápex vegetativo* se transforma en *ápex reproductivo*, mientras la planta sigue emitiendo hojas e hijuelos. Por una parte, las yemas laterales del ápex vegetativo se transforman en primordios de espiguilla, y, por otra, el ápex continúa alargándose y forma nuevos primordios, a un ritmo tres veces superior, los cuales constituirán la base de nuevos órganos florales. Al final de la fase se habrán diferenciado la totalidad de los primordios de espiguilla, por lo que, a partir de este momento, queda determinado el tamaño máximo de la inflorescencia.

En las figuras 4.2 y 4.3 se ofrecen los esquemas más representativos que permiten destacar los cambios morfológicos del ápex durante dicha fase:

- Transformación de un ápex vegetativo típico en uno alargado y cilíndrico, ya al final del período vegetativo (figura 4.2).
- Aparición de los primordios de yemas axilares (estadio de «doble pliegue»), que evolucionarán hasta convertirse en órganos reproductivos.
- Sucesiva diferenciación de los primordios de glumas, los primordios de lemnas y los primordios de flores, hasta el estadio final de la fase que, en trigo, coincide con la transformación de la yema vegetativa terminal en yema reproductiva.

Escala aproximada: 1 x 50

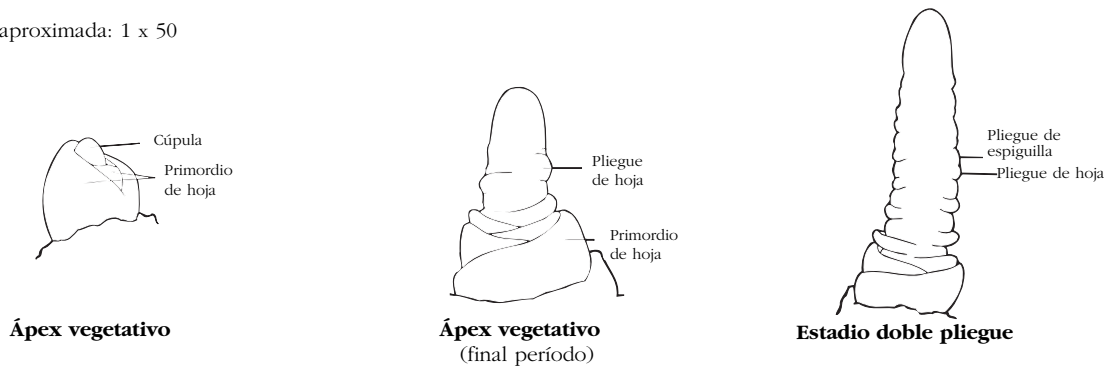


Figura 4.2. Evolución del ápex vegetativo antes de iniciar el período reproductivo (adaptada de KIRBY y APPELARD, 1987).

Escala aproximada: 1 x 25

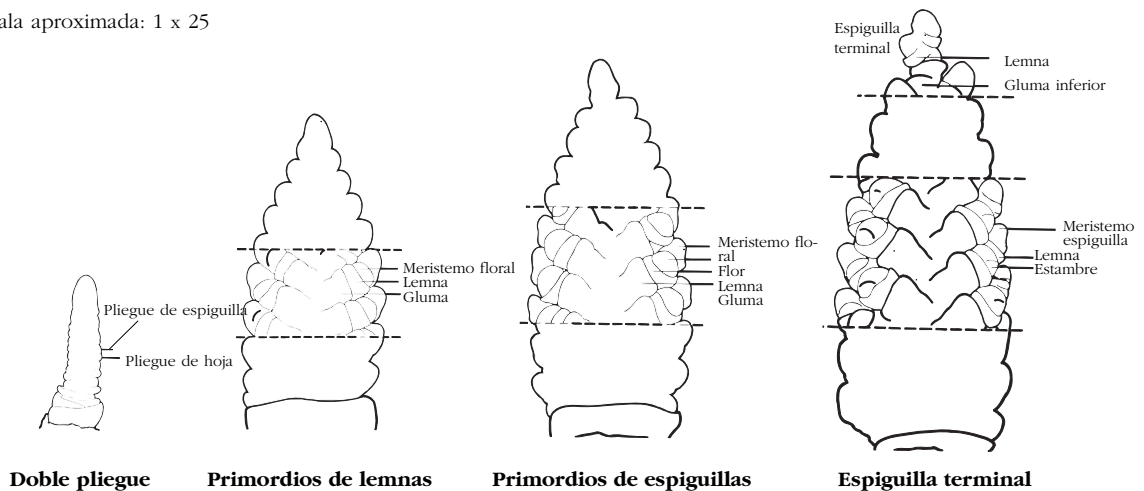


Figura 4.3. Evolución del ápex del trigo durante la fase de iniciación floral (adaptada de KIRBY y APPELARD, 1987).

4.1.2. Desarrollo de la inflorescencia

Al acabar la fase de iniciación floral todas las espiguillas embrionarias han alcanzado, aproximadamente, el mismo estado de desarrollo. A partir de dicho momento, en que se inicia la *fase de desarrollo de la inflorescencia*, la planta sufre una serie de transformaciones que afectan, no tan sólo al ápex, sino también al tallo y a otros órganos de la misma.

El ápex se transforma en inflorescencia: en cada primordio de espiguilla se irán desarrollando los distintos órganos florales (figura 4.4). El proceso culminará en los estadios de *meiosis*, o formación de los gametos, *antes* o floración y *fecundación*, estadio con el que acaba la fase y el propio período.

El tallo de las gramíneas estoloníferas o rizomatosas se alarga con independencia del período reproductivo, aunque no se ha establecido cuándo y por qué el rizoma se levanta a partir de la superficie del suelo (Nelson, 1996). En cambio, en las especies cespitosas no suele suceder así, sino que el alargamiento del tallo se produce durante dicho período. Al principio de éste, el crecimiento es lento, pero desde el final de la fase de iniciación floral se hace muy rápido; posteriormente, la velocidad de crecimiento se reduce y, finalmente, se detiene.

El alargamiento del tallo es consecuencia del alargamiento de los entrenudos, cada uno de los cuales supera al precedente. Como consecuencia, los nudos se distancian y las hojas correspondientes se disponen dística y escalonadamente, de abajo a arriba del tallo, con vainas sucesivamente más largas (figura 4.5).

El crecimiento del tallo implica el desplazamiento hacia arriba del ápex reproductivo o futura inflorescencia, la cual, a medida que evoluciona, continúa estando protegida por las vainas de las hojas más jóvenes. Cuando esta protección queda reducida a la vaina de la última hoja, se produce un engrosamiento de la inflorescencia, consecuencia de su rápido desarrollo, y la vaina se hincha: se ha alcanzado el **estadio zurrón**, de considerable interés para la producción de grano, ya que en un momento aproximadamente simultáneo a este estadio tiene lugar la *meiosis*.

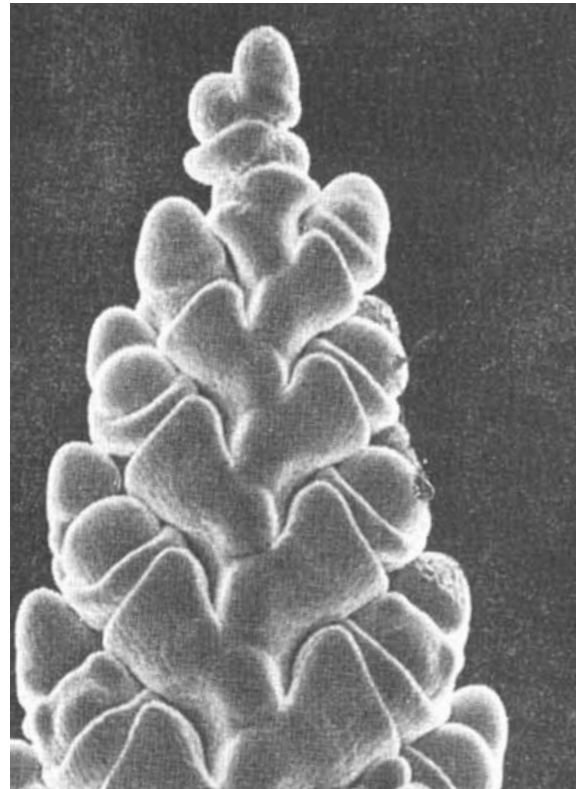


Figura 4.4. Ápex reproductivo con primordios de flores y de espiguillas en diversos estadios de desarrollo ($\times 45$) (LANGER, 1979).

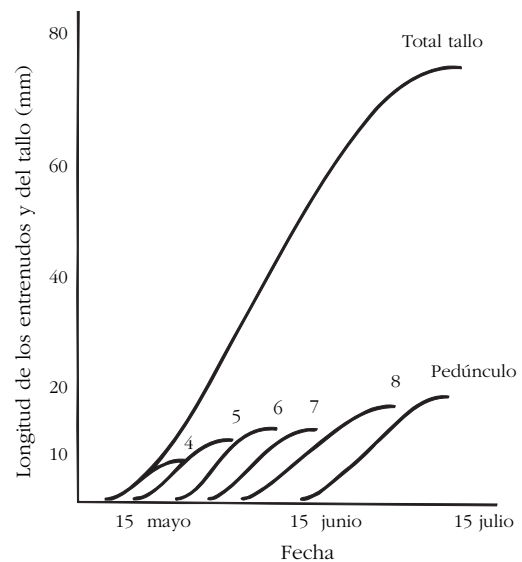


Figura 4.5. Ritmo de elongación del tallo y de los sucesivos entrenudos (4, 5, 6, 7 y 8) durante la fase de desarrollo de la inflorescencia (KIRBY y APPELYARD, 1987).



Figura 4.6. Sección del tallo que muestra la inflorescencia de *Phalaris aquatica* durante el encañado.

A partir de entonces la vaina deja de crecer o lo hace muy poco y mientras el tallo y la inflorescencia siguen en crecimiento activo, esta última emerge del interior de aquélla y se hace visible: es el **estadio espigado**, que se define como el momento en que la inflorescencia aparece en el exterior de la vaina.

Después del espigado, el tallo prosigue en su proceso de crecimiento, en unos casos considerable y en otros bastante más moderado, según la especie y el cultivar. Cuando acaba el crecimiento del tallo tiene lugar la **antesis o floración** (figura 4.7): apertura de las glumillas, salida de los estambres y liberación de los granos de polen.

La **fecundación** se realiza muy poco tiempo después de la floración, en general al cabo de algunas horas. En especies cleistógamas, la fecundación tiene lugar antes del espigado.

Otros fenómenos fisiológicos que surgen durante el período reproductivo son los siguientes:

- *Inhibición del abijamiento*, e incluso desa-



Figura 4.7. Antesis en centeno.

parición de hijuelos herbáceos. Se trata de un fenómeno que es más o menos acentuado según las especies: en trigo, cebada y avena, los hijuelos herbáceos desaparecen; en dactilo desaparecen bastantes de ellos; en algunos cultivares de raigrás, no existe regresión del número de hijuelos; finalmente, en *Festuca pratensis*, la tasa de ahijamiento tan sólo aminora.

- *Acumulación de sustancias de reserva*, que alcanza su punto álgido poco antes de la floración. Las reservas (carbohidratos no estructurales) se acumulan en diversos puntos de la planta: en los cereales, en las vainas y entrenudos, mientras que en las pratenses, especies en las que este fenómeno reviste mayor importancia, pueden surgir órganos especiales, como por ejemplo, los bulbos de la base en *Phalaris aquatica*.

- *Disminución de la actividad del sistema radicular*. Desde el momento en que la planta inicia la diferenciación floral, se interrumpe el nacimiento de nuevas raíces; en un período cercano a la floración se detiene el crecimiento de las existentes y, en consecuencia, se reduce la posibilidad de absorción de elementos minerales.

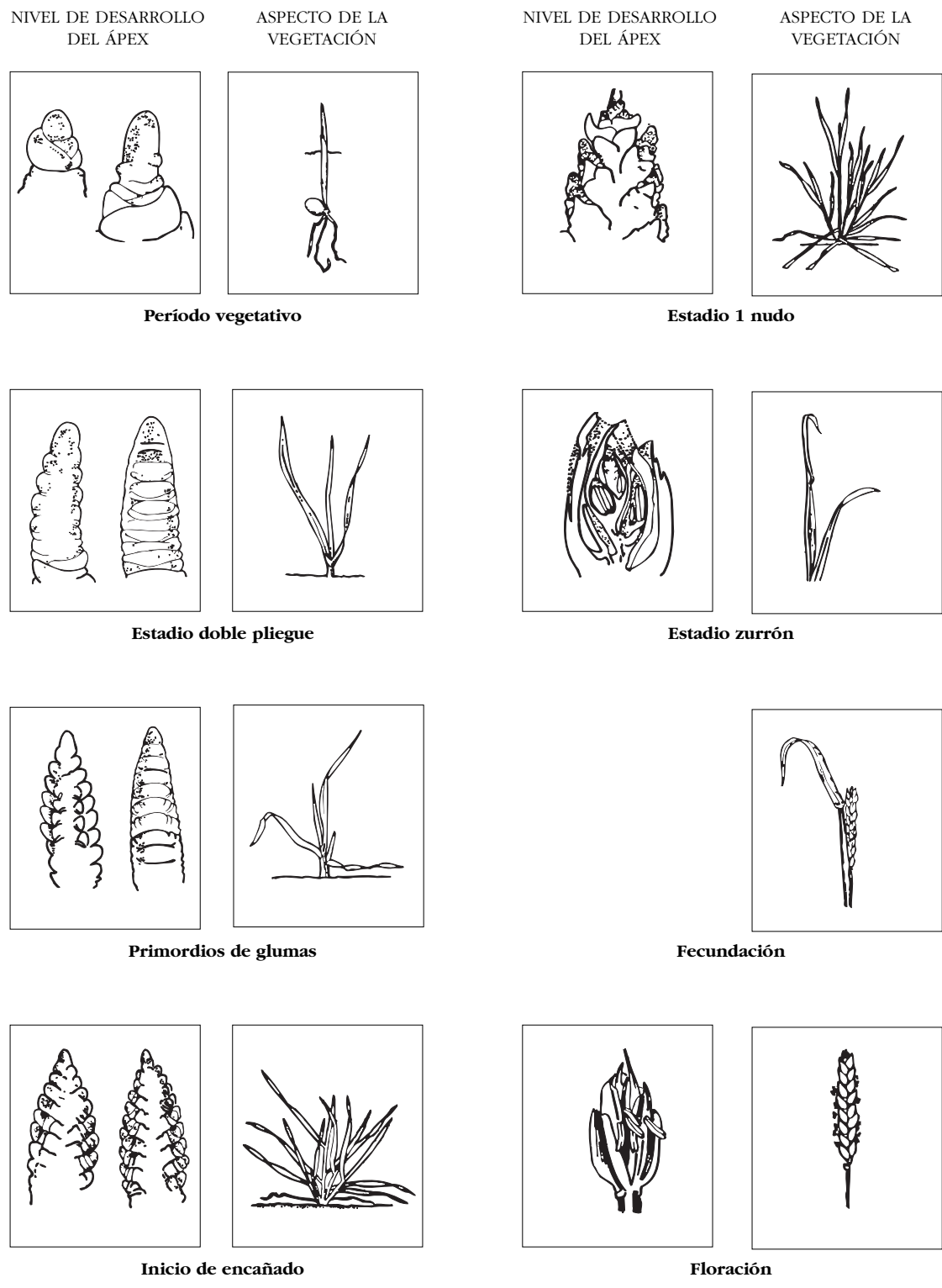


Figura 4.8. Relación entre el nivel de desarrollo de la espiga y el aspecto de la vegetación (Adaptada de GATÉ, 1987).

4.1.3. Acumulación de materia seca

Durante el período reproductivo la tasa de acumulación de materia seca de una gramínea es máxima, coincidiendo dicho período con la parte de aquella curva que tiene mayor pendiente (figura 4.9).

La materia seca acumulada se localiza en los distintos órganos de la planta: hojas, tallo e inflorescencia. La evolución del rendimiento es modificada, respecto a la del período vegetativo, por la entrada en escena de los tallos e inflorescencias, cuyo crecimiento presenta características distintas a las de las hojas.

Así, en cereales de invierno (figura 4.10):

- La *producción de hojas* presenta una regresión al comenzar el período reproductivo debido a la crisis del ahijado y a la competencia del tallo y el ápex; cuando aparece la hoja bandera cesa el crecimiento de aquéllas. La superficie foliar máxima se alcanza, en trigo, alrededor del momento en que la hoja bandera se ha desarrollado por completo, inmediatamente antes del espigado.
- El *crecimiento del tallo* es mucho más rápido que el de las hojas (2-3 veces): al comenzar la fase de desarrollo de la inflorescencia, el peso de la materia seca del tallo de un vástago de trigo es de unos 50 mg y al llegar a la antesis puede suponer cerca de los 1750 mg (figura 4.10), presentando una tasa de crecimiento durante esta fase (referida a grados térmicos acumulados) casi constante.

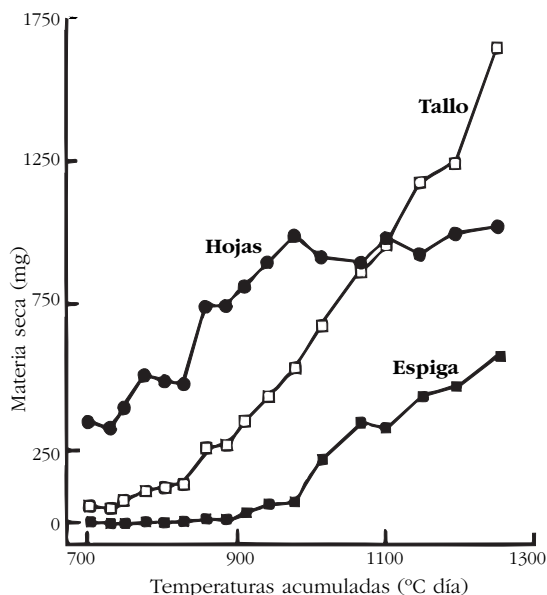


Figura 4.10. Ritmo de acumulación de la materia seca en los distintos órganos de un vástago de trigo durante el período reproductivo (SIDDIQUE y col., 1989).

tallos son menos sensibles que las hojas a los factores del medio y, en caso de faltar fotosintatos, pueden tomarlos de las raíces o competir con las espigas. Dicha competencia puede determinar la desaparición de flores y espiguillas.

- El *crecimiento de la espiga* es también considerablemente rápido, aunque inferior al del tallo. Es de tipo sigmoide (figura 4.11) con una primera fase (hasta llegar a unos 4 mg de

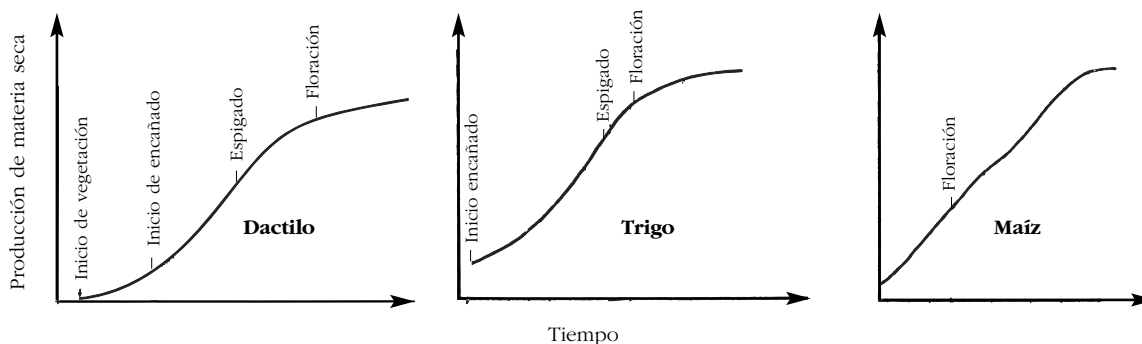


Figura 4.9. Curvas de acumulación de materia seca de distintas gramíneas (adaptada de BARLOY y col., 1977 y GILLET, 1980).

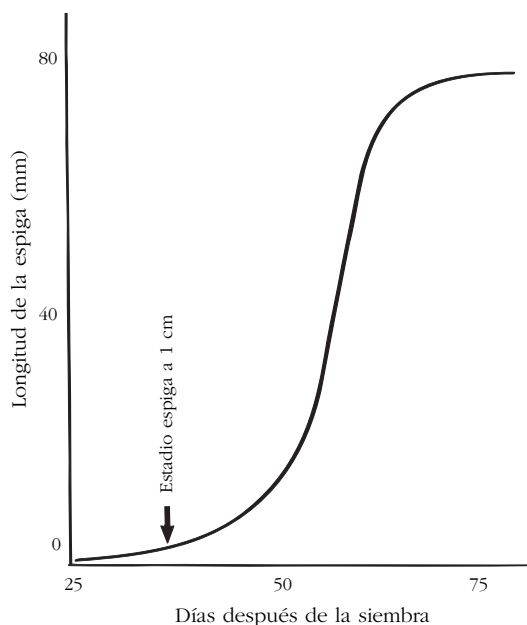


Figura 4.11. Crecimiento longitudinal de la espiga de trigo durante la fase de desarrollo de la inflorescencia (KIRBY y APPELYARD, 1987).

peso) de crecimiento lento, una segunda fase de crecimiento exponencial y una fase final,



Figura 4.12. En la antesis el raigrás italiano ha acumulado la máxima cantidad de materia seca.

ya cerca de la antesis, de crecimiento lento; se ha comprobado que, desde que aparece la penúltima hoja hasta el espigado, la espiga acumula el 95% de su materia seca total (excluido el grano).

El ritmo de crecimiento de la espiga respecto al tallo es importante para la producción de grano; en trigo, se ha establecido que existe una correlación positiva entre el cociente *peso de la espiga/peso del tallo* en la antesis y el índice de cosecha, aunque éste, posteriormente, puede ser afectado negativamente por otros factores.

La importancia de la inflorescencia condiciona, sobre todo, la producción de materia seca durante el período de maduración del grano y permite diferenciar el comportamiento de los distintos tipos de gramíneas. Así, en la antesis, las *gramíneas pratenses* han alcanzado prácticamente el nivel de máxima acumulación, pero, en cambio, los *cereales de invierno* pueden haber almacenado tan sólo entre el 40 y el 80% de la materia seca total, según las circunstancias (tabla 4.2). En *maíz*, la tasa de acumulación se mantiene constante hasta el final del ciclo (figura 4.9), momento en que puede llegar a triplicar la materia seca presente durante la floración.



Figura 4.13. El maíz continúa acumulando materia seca hasta el final del ciclo.

4.2. Factores

El ritmo con que se desarrollan las diversas fases del período reproductivo es de importancia capital para la producción de grano. En efecto, si la inflorescencia se desarrolla con excesiva velocidad, puede quedar expuesta a los efectos del frío; por el contrario, si se produce muy tardíamente, o con excesiva lentitud, puede resultar afectada la maduración del grano, por efecto del calor o por faltar el agua al final del ciclo.

Este ritmo está controlado, básicamente, por la temperatura y el fotoperíodo, siempre que el suministro de energía, nutrientes y agua sea suficiente (Horie, 1994).

La adaptación de una especie a una amplia gradación de condiciones ambientales se consigue con una extensa gama de variedades o cultivares. Éstos responden de distinto modo a las condiciones del medio, ya sea antes de que se inicie la formación de la inflorescencia o bien durante el desarrollo de la misma, manifestando así diversa *precocidad*.

4.2.1. Inducción a la floración

Se considera que una gramínea, en general, antes de empezar a desarrollar su inflorescencia, ha de superar tres fases sucesivas, denominadas de inducción a la floración. Las fases, en las que la planta experimenta una serie de transformaciones bioquímicas inducidas por el medio que tienen por objeto situarla en condiciones de realizar la fase posterior, son las siguientes:

1^a. **Fase juvenil**, durante la cual la planta es insensible a la inducción primaria. La presencia de esta fase juvenil significa que la planta ha de alcanzar una edad mínima antes de reproducirse. Parece estar relacionada con la posibilidad que tenga la planta de acumular una cierta cantidad de glúcidos.

2^a. **Inducción primaria**, producida por un complejo de factores del medio, en general presentes durante el invierno. El factor más característico de esta inducción es el *frío* (el concepto de inducción primaria es una generalización del concepto de *vernalización*). Además, existen factores concomitantes que coadyuvan a dicha inducción,

en especial el fotoperíodo (los *días cortos*), el *calor*, la *sequía* y la *nutrición nitrogenada*.

3^a. **Inducción secundaria**, originada por la *duración del día*. Las gramíneas pratenses de tipo atlántico y los cereales de invierno son *plantas de día largo*, mientras que los cereales de verano son *plantas de día corto*. Esto significa que las primeras no inician el período reproductivo hasta que la duración del día no sobrepasa un determinado número de horas (*fotoperíodo crítico*) y que las últimas no lo hacen hasta que no disponen de un mínimo de horas de noche (*nictiperíodo crítico*).

No obstante, no todas las gramíneas tienen que recorrer con la misma intensidad las tres fases anteriores (véase la tabla 4.1, por lo que se refiere a las inducciones primaria y secundaria), puesto que:

- Los cereales, en general, no necesitan desarrollar la fase juvenil, excepto las modernas variedades de arroz obtenidas por el IIRRI y alguna variedad de trigo.

Tabla 4.1
Necesidades de vernalización y de fotoperíodo en las principales especies cultivadas de gramíneas (LANGER, 1979).

Especie	Necesidad de vernalización	Necesidad de fotoperíodo
Gramíneas de día largo		
Avena	0, (+)	(+), +
Cebada		0, (+), +
Centeno	0, (+), +	(+), +
Trigo	0, (+)	0, (+), +
Dactilo	+	+
Raigrás italiano	0, (+)	+
Raigrás inglés	(+), +	+
Festuca elevada	(+)	(+)
Fleo de los prados	0	(+), +
<i>Phalaris aquatica</i>	(+), +	+
<i>Bromus inermis</i>	(+)	(+), +
Gramíneas de día corto		
Arroz		0, (+), +
Maíz		0, (+), +
Sorgo		0, (+)
Mijo		+
<i>Setaria italica</i>		(+)

0 = sin respuesta; (+) = respuesta cuantitativa; + = necesidad obligatoria. Cuando hay más de un símbolo para una misma especie significa que hay diferencias de comportamiento entre cultivares.

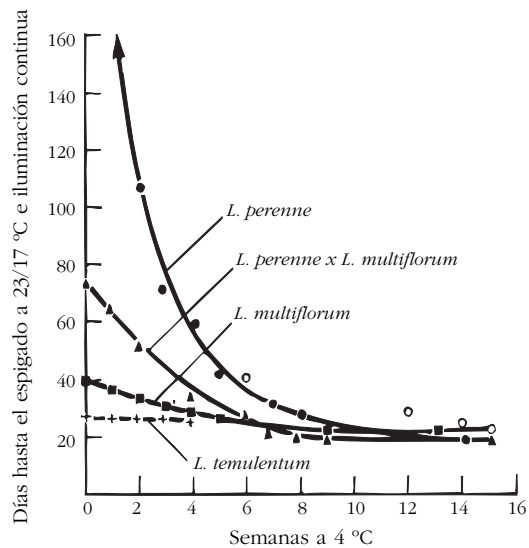


Figura 4.14. Efecto de la duración del período de vernalización sobre los días necesarios para la floración, en *Lolium* (LANGER, 1979).

- Los cereales de invierno y las gramíneas prateses de la zona templada presentan, dentro de cada especie, una gradación de necesidades de inducción primaria, tanto en lo relativo al número de días de frío como al nivel de las temperaturas que son efectivas, siempre superiores a 0 °C; así, se habla de **variedades de invierno** para referirse a aquellos cultivares

que tienen necesidad de temperaturas bajas (3 a 5 °C) durante un número de días mayor o menor, y de **variedades de primavera** para aquellos cultivares que no precisan frío, o bien que satisfacen sus necesidades con temperaturas suaves (10 °C); los cereales de verano no necesitan inducción primaria.

- Si bien, en general, los cereales de invierno son plantas de día largo y los cereales de verano plantas de día corto, ya se han obtenido cultivares de trigo y de arroz *insensibles al fotoperíodo*.

Por otra parte, tanto la inducción primaria como la secundaria pueden ser procesos cuantitativos o facultativos (Horie, 1994), en el sentido de que, para algunos cultivares, cuanto más ampliamente se cubran las necesidades (frío o día largo) tanto más rápidamente se iniciará la formación de la inflorescencia (figura 4.14).

Los diversos hijuelos que constituyen una mata de gramínea son interdependientes en lo que a la satisfacción de las inducciones a la floración respecta. Así, durante las primeras fases (fase juvenil e inducción primaria), los hijuelos jóvenes se benefician de las inducciones recibidas por los hijuelos más antiguos y pueden empezar el período reproductivo al mismo tiempo que estos últimos. Sin embargo, cuando empieza el crecimiento rápido del tallo, los hijuelos más avanzados impiden a los rezagados su propia evolución hasta convertirse en tallos floríferos.



Figura 4.15. Prácticamente todas las variedades de triticale cultivadas en nuestro país son variedades de primavera (izquierda). Las de invierno (derecha), frecuentes en otros países europeos, espigan y maduran mucho más tarde que las primeras.

4.2.2. Desarrollo de la inflorescencia

Cuando una gramínea ha recibido las diversas inducciones que le son específicas inicia el encañado y espiga. A partir de dicho momento, los factores del medio afectan tanto al crecimiento del tallo como al desarrollo de la inflorescencia.

El factor determinante en el proceso de crecimiento del tallo es la **temperatura**. Las gramíneas necesitan acumular, durante el encañado, antes de espigar, una suma de temperaturas característica de cada cultivar.

El desarrollo de la inflorescencia culmina con la obtención de un determinado número de óvulos fecundados al final del período reproductivo, el cual condiciona, en gran medida, la posterior producción de grano. Los óvulos fecundados dependen, a su vez, del número de espiguillas formadas, del número de flores de cada espiguilla y del porcentaje de flores que son fecundadas. Cada uno de los componentes del rendimiento expuestos anteriormente se determina en distinto momento del período reproductivo y es afectado por factores externos diferentes.

La figura 4.16 muestra la evolución del número de granos/m² en un cultivo de trigo (cuyo

potencial de 180.000 granos/m² se convierte en una cosecha de menos de 20.000 granos/m², la cual, no obstante, podría equivaler a una producción de 8.000 kg/ha) e ilustra, asimismo, la evolución de los diversos componentes del rendimiento: hijuelos/m², espiguillas/espiga, flores/espiguilla y granos/flor, que se determinan durante el período reproductivo.

El **número de hijuelos por m²** se determina en gran medida durante la fase de iniciación floral: cuanto más larga sea dicha fase, mayor será el número de posibles hijuelos; en una etapa posterior, desaparece una gran cantidad de hijuelos a causa de la competencia.

Se ha comprobado que regando el trigo en este momento se incide positivamente sobre el rendimiento, ya que aumenta el número de espigas/m², procedentes de los hijuelos secundarios o bien de los primarios tardíos, sin que se afecte el número de flores de los restantes hijuelos (McMaster y col., 1994).

El **número de espiguillas por inflorescencia**, que depende, como se ha indicado anteriormente, del número de primordios de hoja y de las correspondientes yemas axilares que se formen en el ápex al iniciarse el período reproductivo (fase de iniciación floral), alcanza su punto máximo al final de dicha fase. A partir de entonces,

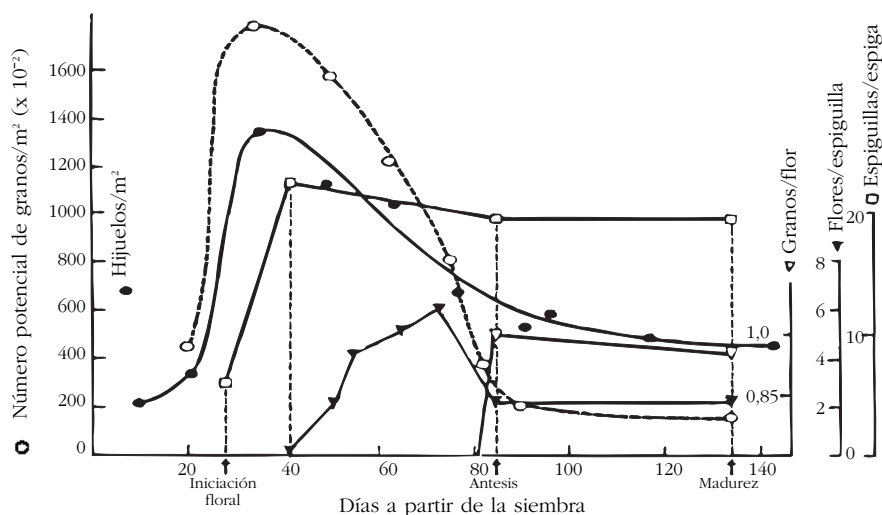


Figura 4.16. Evolución de los componentes del rendimiento en un cultivo de trigo (FISCHER, 1983).

desaparecen más o menos espiguillas según sean las disponibilidades de nutrientes y la alimentación hídrica, hasta llegar a la fecundación. En el número final de espiguillas por inflorescencia inciden, pues, diversos factores, tales como:

- El mayor *tamaño del ápex vegetativo*. Se ha comprobado que en gramíneas pratenses los hijuelos más antiguos son los que desarrollan inflorescencias de mayor tamaño, del mismo modo que en cereales la inflorescencia del vástago principal es mayor que las restantes (aunque en general las diferencias suelen ser poco importantes).
- La *intensidad luminosa* durante todo el período, que favorece un mayor número de espiguillas.
- Las condiciones que aceleran la inducción floral, como la mayor *longitud del día*, las *temperaturas* elevadas, etc., que perjudican el número de espiguillas.
- La disponibilidad de *nitrógeno* en el suelo antes de la formación de la inflorescencia, que ejerce una ligera influencia positiva. Por el contrario, una elevada *densidad de plantas*, que compiten entre sí, actúa negativamente.

En arroz, el número de espiguillas/m² (componente del rendimiento de primordial importancia) está correlacionado positivamente con el nitrógeno absorbido por la planta hasta el inicio del desarrollo de la panícula. No obstante, cuando este N es utilizado para la formación de biomasa y su concentración en las hojas se diluye, la formación de espiguillas puede resultar perjudicada (Hasegawa y col., 1994).

Acabada la fase de iniciación floral se determina el número de flores que se forman en cada espiguilla (***flores por espiguilla***); éste depende de:

- Factores intrínsecos a la propia planta: especie, cultivar y posición de la espiguilla en la inflorescencia (las espiguillas centrales suelen tener más flores que las situadas en los extremos).
- Factores externos: fotoperíodo y temperatura (si son excesivos reducen el número de flores); disponibilidad de nitrógeno (se sabe que elevados niveles de nitrógeno en el suelo retrasan el desarrollo de la inflorescencia e incrementan el número de flores por espiguilla); etc.



Figura 4.17. Altas temperaturas al principio del mes de agosto coincidieron con el momento de la fecundación del arroz en el Delta de l'Ebre (Tarragona) y provocaron el aborto de todas las flores de las panículas más precoces.

En cualquier caso, se produce una compensación entre el número de espiguillas por espiga y el número de flores por espiguilla.

La acción de los factores del medio tiene mayor transcendencia sobre la fertilidad de las flores formadas (***granos por flor***), no todas las cuales llegan a ser fecundadas. Estos factores pueden perjudicar a las propias estructuras reproductivas (tanto masculinas como femeninas) o bien provocar una competencia por la escasez de asimilados, a la que la planta responde con la desaparición de algunas flores, e incluso con el aborto de algunos de los óvulos fecundados. Así:

- Durante la meiosis, el polen es muy sensible a la *falta de agua* y a las *altas temperaturas*.
- Durante la antesis, *temperaturas* demasiado *elevadas* (máximas de 32 °C) o demasiado *bajas* (mínimas de 10 °C) provocan igualmente esterilidad; la *falta de agua* en este estadio es altamente perjudicial, aunque no tanto como en el anterior.

- Elevados niveles de *nitrógeno* a disposición de la planta en la segunda parte del encañado, hasta el espigado, incrementan la fertilidad de las flores.
- La *lluvia* en el momento de la floración disminuye el número de óvulos fecundados.

Las espiguillas o flores destruidas o no fecundadas a causa del frío o de otros factores se localizan en la parte superior de la espiga. Por el contrario, cuando desaparecen espiguillas por competencia por los nutrientes, principalmente durante la primera parte del encañado (hasta llegar al estadio de 3 nudos), éstas se localizan en la base de la espiga.

El ritmo de desarrollo de la inflorescencia varía según la especie, según el cultivar y según las condiciones ambientales. Se ha comprobado que en los modernos cultivares de trigo el crecimiento relativo de la espiga respecto al tallo es superior a los cultivares antiguos, tal como muestra la figura 4.18, lo que resulta favorable para obtener un mayor índice de cosecha. Asimismo sucede con los cultivares enanos respecto a los tradicionales. En cebada, en cambio, las inflorescencias se desarrollan a un ritmo más uniforme.

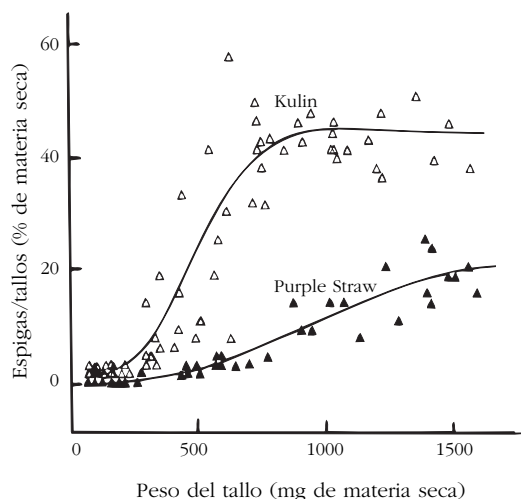


Figura 4.18. Relación entre el peso del tallo y la importancia de la espiga en dos cultivares de trigo australianos, uno de ellos antiguo ("Purple Straw") y otro moderno ("Kulin") (adaptada de SIDDIQUE y col., 1989).

4.2.3. Acumulación de materia seca

Existen modelos matemáticos que permiten explicar con bastante exactitud la producción de materia seca desde la nascencia hasta el espigado en función de los factores climáticos (temperatura y radiación, básicamente). En la figura 4.19 se muestra cómo la producción de forraje de avena encaja en una curva teórica función de la integral térmica en su primera parte y de la radiación solar a continuación. Puede observarse, por otra parte, cómo las producciones a partir del espigado se apartan del modelo establecido.

En un lugar concreto y en condiciones óptimas de producción, la acumulación de materia seca durante el primer ciclo de una gramínea se relaciona estrechamente con la *integral térmica*. Así sucede, por ejemplo, con el raigrás italiano, según muestra la figura 4.20, en tres años consecutivos. Por su parte, Lambert y colaboradores (1996) han podido establecer relaciones lineales entre el crecimiento del raigrás inglés y la integral térmica, las cuales, no obstante, varían según el año y, en un mismo año, según la precocidad del cultivar.

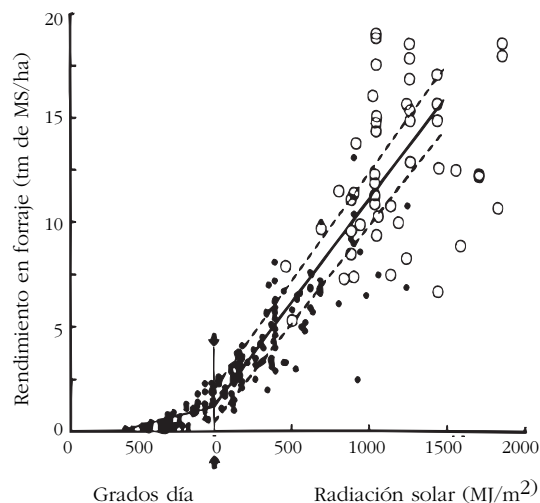


Figura 4.19. Todos los datos de producción de forraje de avena publicados en Australia entre 1966 y 1984 se han superpuesto a una curva función de la integral térmica y la radiación (los círculos blancos se refieren a forraje recogido después del espigado) (HUGUES y col., 1984).

No obstante, en nuestras condiciones, es la disponibilidad de *agua en el suelo* la que determina, frecuentemente, los niveles de producción de las gramíneas. Así, en cereales de invierno, las diferencias de producción de materia seca en el momento del espigado en dos años consecutivos (tabla 4.2) se explicaron como consecuencia de una mejor disponibilidad de agua en el suelo durante el ahijado y durante el período reproductivo en el año 1989. A su vez, la diversa precocidad de los cultivares dio origen a distinta respuesta según el estadio en que se presentó la mayor escasez de agua.

En otro sentido, cabe destacar que los cereales de invierno, en el momento del espigado, han acumulado mayor porcentaje de la materia seca final en los años favorables que en los años más secos. Ello se explica como consecuencia de un mejor desarrollo de la planta (más altura). No obstante, las condiciones climáticas durante el período de maduración pueden modificar los resultados finales, por lo que no es posible establecer conclusiones a este respecto.

Otro factor que ejerce una influencia determinante sobre la producción de materia seca durante el período reproductivo lo constituye el

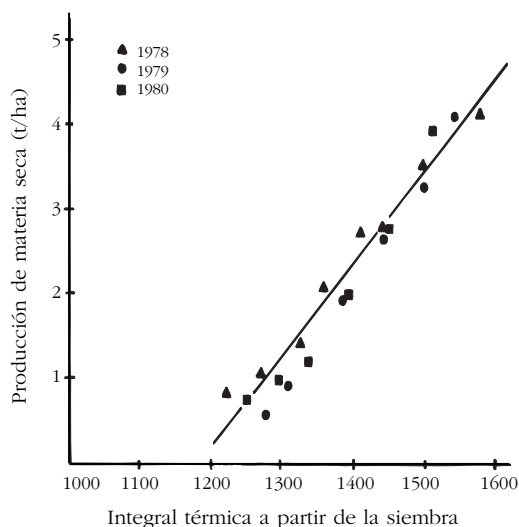


Figura 4.20. Relación entre el crecimiento de un rai-grás italiano durante el primer ciclo, hasta el estadio «espiga a 10 cm», y la integral térmica a partir de la siembra (RAPHALEN, 1981).

Tabla 4.2
Niveles de producción de materia seca aérea en el espigado, en diversos cultivares de cereales de invierno (PUJOL, 1990).

Cultivar	Año 1988		Año 1989	
	t/ha	% sobre total	t/ha	% sobre total
Avena <i>AC1 Pané</i>	6,4	72	7,9	84
Avena <i>Roja de Argelia</i>	5,6	66	8,9	75
Cebada <i>Hatif de Grignon</i>	4,0	45	6,1	55
Cebada <i>Plaisant</i>	3,3	41	5,0	47
Trigo <i>Anza</i>	3,4	37	5,4	50
Trigo <i>Estrella</i>	3,9	48	5,5	53
Triticale <i>Manijero</i>	4,6	54	5,1	57
Triticale <i>Trujillo</i>	4,9	50	5,3	48

abonado nitrogenado: el efecto esencial del nitrógeno es acelerar el crecimiento de la hierba, multiplicando por dos o por tres la rapidez de crecimiento en gramíneas pratenses (figura 4.21). A este respecto, hay que indicar que los diversos cultivares pueden reaccionar de distinta manera al abonado nitrogenado. Su efecto se manifiesta sobre la cantidad de hierba disponible, pero no sobre el estadio de la misma.

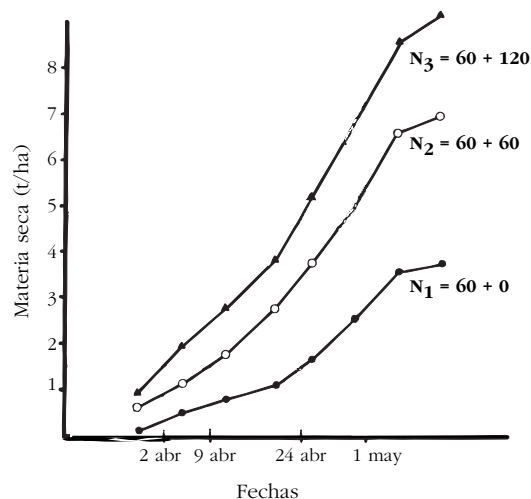


Figura 4.21. Curvas de crecimiento de una festuca elevada según tres niveles de abonado nitrogenado (adaptada de LEMAIRE y SALETTE, 1981).

4.3. Precocidad de los cultivares

El concepto de precocidad, aplicado a los cultivares de plantas, se refiere a la mayor o menor rapidez con que cumplen su ciclo. En las gramíneas, en concreto, la noción de precocidad está relacionada con el primer ciclo, y su conocimiento permite clasificar los cultivares según la rapidez con que evolucionan durante el mismo y prever, aproximadamente, en qué momento un cultivar determinado alcanzará un cierto estadio.

El estadio más usual para el que se establece la precocidad es el **espigado**, tanto en cereales como en gramíneas pratenses, porque, entre otras importantes razones, es aquel que puede observarse con mayor facilidad. Pero hay otros estadios para los que, desde el punto de vista agronómico, también es interesante conocer la precocidad de los cultivares:

- en los cereales de invierno, además del espigado, interesa conocer la precocidad en el *estadio de espiga a 1 cm* y en la *madurez fisiológica*;
- en gramíneas pratenses, aunque el estadio que interesa básicamente es el espigado, los estadios de *inicio de vegetación* y de *espiga a 10 cm* tienen interés porque orientan sobre la facilidad con que aquéllas pueden ser explotadas.

4.3.1. Precocidad en el espigado

Alrededor del espigado, tal como se ha dicho anteriormente, tiene lugar una serie de fenómenos que condicionan, en buena medida, la producción de grano: meiosis, floración-fecundación e inicio del período de formación del grano. Por otro lado, el espigado determina el momento en que el valor alimenticio de las gramíneas pratenses empieza a decrecer con rapidez. Como consecuencia, se trata de un estadio de referencia de gran importancia para la explotación de las mismas.

Para un cultivo o una población densa, el espigado suele definirse de acuerdo con dos momentos distintos: *inicio de espigado* y *pleno espigado*, que se alcanzan, respectivamente, cuando han aparecido 10 inflorescencias por metro lineal o el 50% de las mismas. Estas definiciones, en la práctica, adolecen de ciertas limitaciones, ya que, por una parte, el número de inflorescencias por metro lineal es variable según las especies (en pratenses, desde menos de 100 en dactilo hasta más de 600 en raigrás inglés) y, por otra, conocer cuándo se alcanza el 50% de las inflorescencias implica tener que controlar su número hasta el espigado completo.

La fecha de espigado varía no tan sólo entre los diversos cultivares, sino también de año en año y de un lugar a otro dado el mismo cultivar:

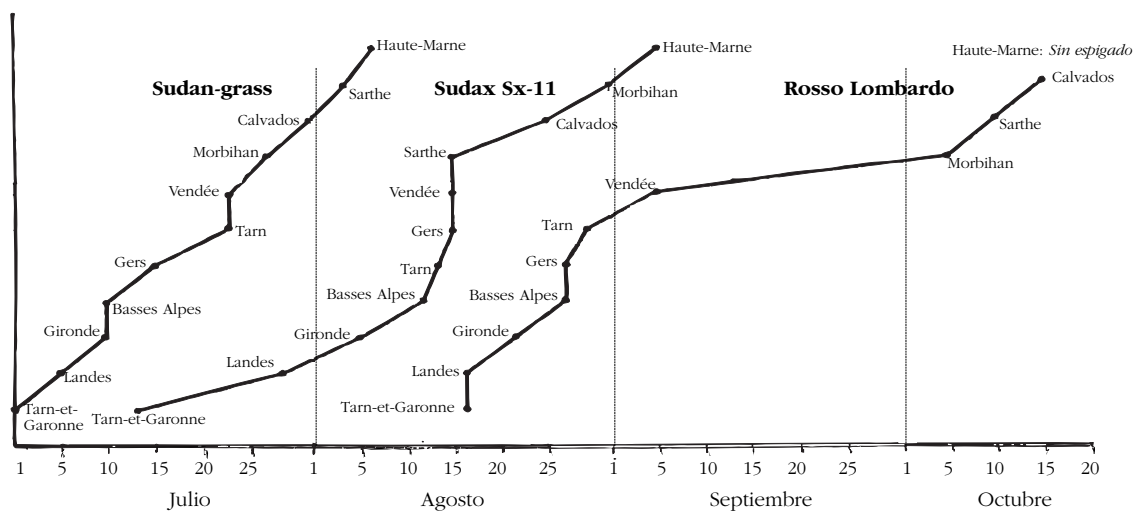


Figura 4.22. Variación de las fechas de espigado de tres tipos de sorgo cultivados en distintas localidades francesas (HUGUES, 1965).

Tabla 4.3
Variación de la fecha de espigado de diversos cultivares de cereales de invierno, según el año, en Caldes de Montbui, Barcelona (Pujol, 1990).

Cultivar	Fecha de espigado		Días diferencia
	1988	1989	
Primer grupo			
Avena <i>Previsión</i>	15 abril	21 abril	6
Avena <i>Roja de Argelia</i>	28 abril	5 mayo	7
Trigo <i>Montcada</i>	10 abril	14 abril	4
Triticale <i>Manijero</i>	5 abril	9 abril	4
Triticale <i>Trujillo</i>	4 abril	8 abril	4
Segundo grupo			
Cebada <i>Hatif de G.</i>	16 abril	17 abril	1
Cebada <i>Steptoe</i>	25 abril	27 abril	2
Trigo <i>Anza</i>	10 abril	12 abril	2
Trigo <i>Estrella</i>	18 abril	20 abril	2
Tercer grupo			
Cebada <i>Alpa</i>	16 abril	12 abril	-4
Cebada <i>Plaisant</i>	19 abril	15 abril	-4
Trigo <i>Cargifaro</i>	28 abril	26 abril	-2
Trigo <i>Capitole</i>	30 abril	28 abril	-2

en los años de primaveras frescas o en las zonas frías el espigado se retrasa y se estrechan las diferencias de precocidad entre los cultivares; por el contrario, si las temperaturas son suaves, el espigado se adelanta y se ponen de manifiesto con mayor amplitud aquellas diferencias.

No obstante, en gramíneas pratenses y en cereales de verano, se ha comprobado que, para una misma especie, se mantiene el orden de precocidad de los cultivares, sea cual fuere el año y el lugar en que se sitúen. La figura 4.22 ilustra la variación de fechas de espigado de tres cultivares de sorgo producidos en distintas estaciones de Francia: en cualquiera de ellas se mantiene el orden de precocidad de los cultivares, *Sudan-grass*, *Sudax Sx-11* y *Rosso Lombardo*, respectivamente.

En cereales de invierno, en cambio, el comportamiento de los cultivares a este respecto no resulta homogéneo, según se pone de manifiesto en la tabla 4.3. En ella se muestra que, en una misma localidad, unos cultivares espigan sensiblemente en la misma fecha cada año (segundo grupo), mientras que otros pueden adelantarse, a la vez que otros se retrasan.

Teniendo en cuenta que las siembras se realizaron más tarde en 1989 que en 1988 y que las temperaturas invernales y las primaverales fueron superiores en 1988, las diferencias de comportamiento de los cultivares pueden explicarse suponiendo que:

1. Los cultivares del *primer grupo* espigaron en función de la suma de temperaturas acumuladas, comportándose como *variedades de primavera*.
2. Los cultivares del *segundo grupo* respondieron estrictamente al fotoperíodo, de tal modo que el inicio de encañado coincidió en ambos años y las diferencias de espigado se debieron a que durante el año 1989 hubo temperaturas inferiores durante el encañado.
3. Los cultivares del *tercer grupo*, por último, respondieron cuantitativamente al frío invernal, de tal modo que la falta de frío del primer año retrasó la fecha de inicio del encañado.

Para prever las fechas de espigado de los distintos cultivares en función del clima, cuestión de evidente interés práctico, se ha utilizado el método de la suma de temperaturas, el cual resulta útil para las especies anuales de verano (maíz y sorgo) y para los cereales de invierno de tipo primavera, pero presenta irregularidades cuando se aplica a las especies de invierno (según se acaba de indicar para los cereales) y, en especial, a las gramíneas pratenses.

Así, comparando las fechas de espigado de plantas idénticas (de un mismo clon) situadas en un mismo lugar, pero que habían pasado el invierno en distinta estación, Niqueux y Arnaud (1981) comprobaron que las procedentes de la estación más fría espigaron antes que las restantes cuando se trataba de cultivares tardíos, pero lo hicieron al mismo tiempo cuando se trataba de cultivares precoces.

Para la interpretación de este comportamiento debe tenerse en cuenta la influencia de las inducciones primaria y secundaria sobre el proceso reproductivo. En efecto, las gramíneas espigan cuando el crecimiento del tallo, que arrastra a la inflorescencia, supera al crecimiento de la vaina de la última hoja. Y, si bien la velocidad de crecimiento del tallo y la evolución paralela de la inflorescencia dependen, fundamentalmente, de las temperaturas acumuladas durante la fase de desa-

rollo de esta última, también puede afectarlas la intensidad con que han actuado, previamente, los factores que producen la inducción primaria (frío), según se ha indicado en el apartado 4.2.1.

Por otra parte, hay que tener en cuenta que la *época de siembra*, también en el caso de los cereales de invierno, influye sobre el ritmo de desarrollo del ciclo, porque modifica el efecto de los factores del medio (temperatura y fotoperíodo). Así se pone de manifiesto en la figura 4.23. En efecto, de un modo general, se observa que:

- la duración del período reproductivo es tanto más corta cuanto más se retrasa la siembra;
- la fase que experimenta mayor reducción, al retrasar la siembra, es la de iniciación floral; por consiguiente, cuanto más tardío se presenta un estadio, menor es la variación que observa debida al retraso de la siembra;
- a pesar de esta observación, tanto en cebada como en trigo se puede apreciar un retraso en la antesis asociado a un retraso en la fecha de siembra.

Como conclusión general se puede afirmar que las temperaturas primaverales son las que ejercen mayor influencia sobre la variación de la fecha de espigado, de un lugar a otro y de año en año, mientras que las temperaturas invernales (y el momento de la siembra por lo que se refie-

re a los cereales de invierno) tienen incidencia cuando se trata de cultivares que responden cuantitativamente a la inducción primaria.

4.3.2. Precocidad en el estadio «espiga a 1 cm»

El frío puede afectar a la espiga desde el momento en que se inicia el encañado, provocando la destrucción total o parcial de la misma y, en consecuencia, limitando el rendimiento. Los daños ocasionados por el frío son tanto más importantes cuanto mayor es la precocidad del cultivar en el estadio espiga a 1 cm.

La precocidad de un cultivar en el estadio espiga a 1 cm depende de:

- a) la importancia de sus necesidades en longitud de día
- b) la acumulación de temperaturas a partir de la siembra.

Ello explica que los cultivares con necesidades en longitud de día importantes no resulten afectados por el frío, independientemente de la fecha de siembra, mientras que los cultivares con pocas o nulas exigencias en longitud de día pueden serlo cuando se siembren pronto o cuando las temperaturas invernales sean suaves.

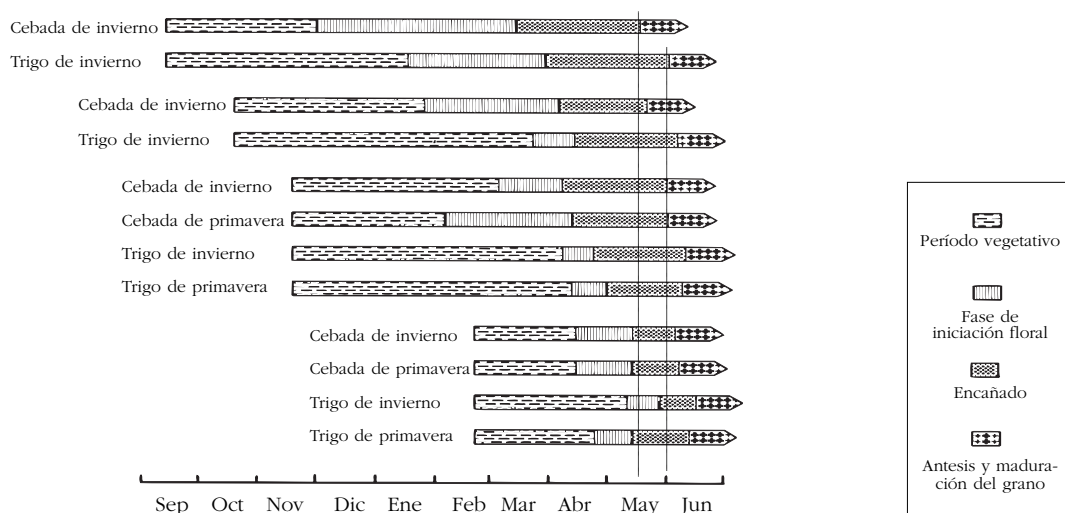


Figura 4.23. Efecto de la fecha de siembra sobre el desarrollo del trigo y la cebada de invierno y de primavera (KIRBY y APPELYARD, 1987).

4.4. Consecuencias agronómicas

4.4.1. Sobre la producción de grano

- 1^a El nivel de **necesidades de frío** de un cultivar determina la fecha a partir de la cual no puede ser sembrado en un lugar concreto (para obtener un rendimiento agronómico adecuado), cuestión que reviste una importancia práctica de primer orden. En el registro de variedades francés se habla de variedad «alternativa» para definir este término.
- 2^a Por el contrario, la precocidad en el estadio espiga a 1 cm determina la fecha de siembra más temprana posible, para evitar los efectos negativos del frío sobre la espiga a partir de la fase de desarrollo de la inflorescencia.
- 3^a Aunque en nuestras condiciones se tiende a la utilización de cultivares precoces en el espigado, en las zonas frías éstos presentan el riesgo de ser afectados por las heladas tardías durante la meiosis y la antesis.
- 4^a El **abonado nitrogenado** durante el período reproductivo permite aumentar el número de granos por espiguilla, pero para incrementar el número de espiguillas por inflorescencia

cia y el número de hijuelos que encañan debe ser aplicado con anterioridad.

- 5^a Alrededor del espigado (desde 15-20 días antes hasta 10 días después) se presenta un **período crítico respecto al agua**, que puede afectar notablemente a la producción. A este respecto, destaca en especial la sensibilidad del maíz.
- 6^a En cereales de invierno, no obstante, el **riego** dado en el estadio espiga a 1 cm puede ser más eficaz, por su gran efecto sobre la persistencia de los hijuelos y sobre el número de espigas/m², que el realizado en el momento de la antesis.
- 7^a El principal accidente fisiológico de este período lo constituye el **encamado** (figura 4.24), que puede ocasionar una pérdida de rendimiento considerable. Este accidente está provocado por un desequilibrio entre la fertilización nitrogenada (que favorece el alargamiento de los tejidos de la planta) y la nutrición carbónica (si hay escasez de glúcidos queda frenada la solidificación de las paredes celulares). Pueden favorecer este desequilibrio el exceso de agua o de nitrógeno, una elevada densidad de plantas o una iluminación insuficiente.



4.24. Encamado en arroz producido como consecuencia de disponer de un exceso de nitrógeno en el suelo.

4.4.2. Sobre la producción de forraje

Las transformaciones que experimentan las gramíneas durante el período reproductivo acarrearán dos consecuencias que afectan a la producción de hierba: en primer lugar, con el desarrollo de los tallos aumenta considerablemente la producción de materia seca; sin embargo, la calidad del forraje disminuye globalmente a medida que avanza el desarrollo de la planta, ya que la calidad de los tallos (excepto los muy tiernos) es inferior a la de las hojas, según se estudia en el capítulo 9.

Consecuentemente, el manejo de la hierba podrá orientarse en el sentido de favorecer una mayor producción de materia seca o bien una mejor calidad del forraje. Para ello, será conveniente tener en cuenta las siguientes consideraciones:

- 1^a La **máxima producción** de materia seca se obtiene cuando se permite que la gramínea desarrolle su primer ciclo y se aprovecha en el momento de la floración.
- 2^a Si se explota la hierba durante el encañado, cuando el ápex está situado a unos 10 cm sobre el suelo (estadio convencional de **espiga a 10 cm**) se eliminan los ápex reproductivos y se evita la regresión de los hijuelos vegetativos. De este modo, sacrificando producción de forraje, se consigue mayor calidad y mejor reparto de aquélla.
- 3^a Para aprovechar de modo óptimo los prados de gramíneas (en un intervalo de tiempo en el cual el equilibrio entre calidad y producción es satisfactorio) conviene disponer de parcelas que puedan ser utilizadas escalonadamente. Ello puede facilitarse empleando especies y cultivares con distinta **precocidad**.



Figura 4.25. Para obtener la máxima producción de materia seca en gramíneas pratenses, como festuca elevada, hay que permitir que desarrollen su primer ciclo hasta llegar a la floración; no obstante, en este momento han perdido mucha calidad.

4.5. Bibliografía

- BARLOY, J., MERREIN, M. y NOUKOUM, Y., 1977. «Les céréales à paille immatures, comme ressource fourragère en Ille-et-Vilaine. Aspects phytotechniques». *Sciences Agronomiques Rennes*, 101-124.
- * FISCHER, R.A., 1983. «Wheat». *Proceedings of the Symposium on Potential Productivity of Field Crops under Different Environments*. IRRI. Los Baños, Filipinas, 129-154.
- GATÉ, PH., 1987. «Mieux comprendre l'élaboration du nombre de grains par épi chez le blé». *Perspectives Agricoles*, 114, 38-51.
- * GILLET, M., 1980. *Les graminées fourragères*. Gauthier-Villars, Paris.
- HASEGAWA, T., KORODA, Y., SELIGMAN, N.G. y HORIE, T., 1994. «Response of spikelet number to plant nitrogen concentration and dry weight in paddy rice». *Agron. J.*, 86, 673-676.
- HORIE, T., 1994. «Crop ontogeny and development». En K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair y G.M. Paulsen (eds.), *Physiology and determination of crop yield*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 153-180.
- HUGHES, K.A., HALL, A.J., GANDAR, P.W., KERR, J.P. y WITHERS, N.J., 1984. «The prediction of cool-season forage oat yield using temperature and solar radiation data». *Proceedings Agronomy Society of New Zealand*, 14, 65-70.
- HUGUES, P., 1967. «Les sorghos fourragers». *Fourrages*, 5, 287.
- * KIRBY, E.J.M. y APPELYARD, M., 1987. *Cereal development guide*. Arable Unit, Stoneleigh, Warwickshire, Reino Unido.
- LAMBERT, R., PEETERS, A., TOUSSAINT, B. y LAMBERT, J., 1996. «Étude de la croissance printanière de variétés de ray-grass anglais en fonction des sommes de températures». *Fourrages*, 148, 353-357.
- * LANGER, R.H.M., 1979. *How grasses grow*. 2nd. ed. Institut of Biology. Studies in biology no. 34. Edward Arnold Ltd. Londres.
- LEMAIRE, G. y J. SALETTE, 1981. «Conséquences du rythme de croissance de l'herbe sur la conduite du pâturage au printemps. Possibilités de prévisions». *Fourrages*, 85, 23-37.
- MCMASTER, G.S., WILHELM, W.W. y BARTLING, P.N.S., 1994. «Irrigation and culm contribution to yield components of winter wheat». *Agron. J.*, 86, 1123-1127.
- * MOULE, C., 1980. *Céréales*. La Maison Rustique, Paris.
- NELSON, C.J., 1996. «Physiology and developmental morphology». En L.E. Moser, D.R. Buxton y M.D. Casler (eds.) *Cool-season forage grasses*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 87-125.
- NIQUEUX, M. y ARNAUD, R., 1985. «Étude du rythme de végétation des graminées fourragères: cas de la moyenne montagne». *Fourrages*, 103, 31-53.
- PUJOL, M., 1990. *Evolución de la composición morfológica y en principios nutritivos de cereales de invierno utilizados como forraje*. Tesis doctoral. Universitat Politècnica de Catalunya. Lleida.
- RAPHALEN, J.-L., 1981. «Production du ray-grass d'Italie semé en automne, au cours du premier cycle du printemps suivant. Influence des conditions climatiques». *Fourrages*, 85, 53-58.
- SIDDIQUE, K.H.M., KIRBY, E.J.M. y PERRY, M.W., 1989. «Ear:stem ratio in old and modern wheat varieties; relationship with improvement in number of grains per ear and yield». *Field Crops Res.*, 21, 59-78.

5. Período de formación y maduración del grano

5.1. Descripción

El último período del ciclo de una gramínea abarca desde la fecundación hasta la madurez del grano.

A partir de un óvulo fecundado se inician dos procesos de la mayor importancia para la economía de la planta y que tienen, además, una gran trascendencia para su explotación por el hombre:

1. Desarrollo del embrión de la nueva planta.
2. Acumulación, en el endospermo del grano, de sustancias de reserva que aseguran la propagación de dicho embrión.

El desarrollo del embrión habrá concluido por completo unas tres semanas después de la fecundación, aunque, por lo general, aquél no estará en condiciones de germinar hasta una vez finalizado el período de maduración; incluso podrá permanecer en estado de *dormancia* durante un tiempo más o menos largo. En cambio, el proceso de acumulación de reservas abarca la mayor parte del período.

En la formación del endospermo, tomando como referencia el caso del trigo (figuras 5.1 y 5.2), diferenciamos:

1. Una **fase de multiplicación celular intensa**, que se prolonga hasta unas dos semanas después de la anthesis. Durante esta fase se forma la mayor parte de las células del endospermo, con lo que se determina el peso potencial del grano.
2. Una **fase de acumulación de reservas**, que se solapa con la anterior y finaliza con la total acumulación de materia seca en el grano al alcanzar la madurez fisiológica.

Al principio de esta fase el grano acumula agua y materia seca, hasta alcanzar su tamaño definitivo; en este momento (A) todavía tiene poca consistencia y es acuoso: es el estadio de **grano lechoso**. A partir de dicho estadio, el almacenamiento de materia seca continúa al mismo ritmo, pero ya no se acumula agua, con lo cual aumenta la consistencia del grano; al final de la fase (B), éste resiste la presión de los dedos, pero puede ser rayado con la uña: es el estadio de **grano pastoso**.

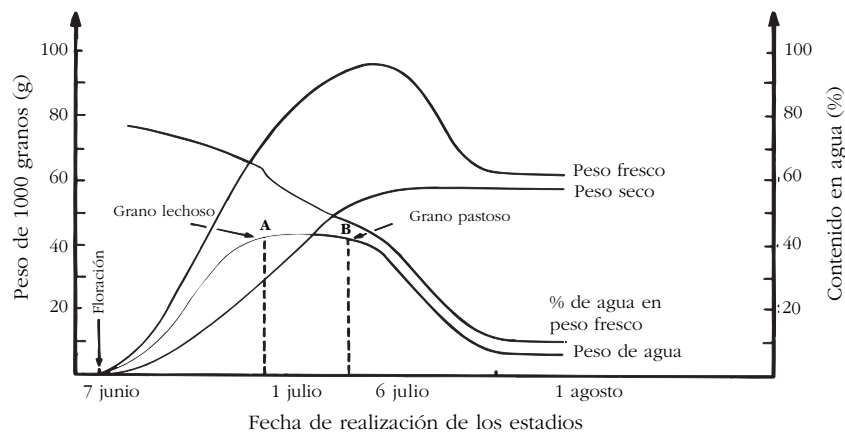


Figura 5.1. Curvas características del desarrollo de un grano de trigo, según GESLIN y JONARD, 1948 (MOULE, 1980).

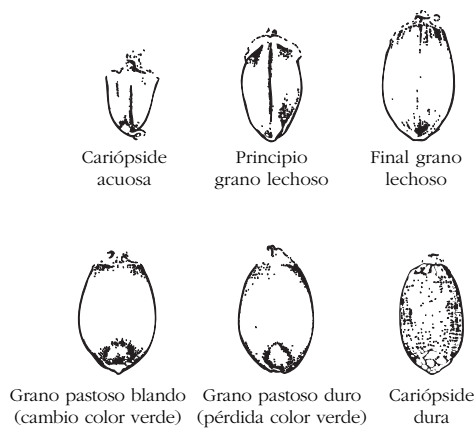


Figura 5.2. Principales estadios del período de maduración del grano de trigo (TOTTMAN, 1987).

La semilla de las gramíneas pratenses, al llegar a la *madurez fisiológica*, es decir, al final de esta segunda fase, puede caer; no sucede así, en cambio, en los cereales cultivados.

3. Una **fase de desecación**, durante la cual el grano pierde agua con gran rapidez y, como consecuencia de ello, deja de acumular reservas. Los niveles de humedad del grano pasan desde aproximadamente el 40% al inicio de la fase hasta alcanzar valores comprendidos entre el 5 y el 12%, según las circunstancias climatológicas, que corresponderían a la *madurez de cosecha*.

Otros autores (Gallagher, 1979) han descrito tres fases de crecimiento del grano que no se corresponden con el esquema anterior, si bien lo complementan:

- En una primera fase, la tasa de crecimiento de la espiga es inferior a la del conjunto de la planta, por lo que ésta sigue acumulando productos fotosintetizados en sus órganos vegetativos.
- En una segunda fase, la espiga aumenta de peso a un ritmo superior al del resto de la planta; en consecuencia, parte de las sustancias que acumula procede de productos de reserva, trasladados de otros órganos.
- En una tercera fase, en que la fotosíntesis ha finalizado a causa de la senescencia de las partes verdes, la espiga sigue aumentando de



Figura 5.3. Las espigas de cebada se van inclinando a medida que avanza el período y aumentan de peso, hasta la madurez, en que el pedúnculo está totalmente doblado.

peso, lo que sólo puede explicarse si continúa la traslocación de sustancias acumuladas en otros órganos.

La **madurez fisiológica** se define, en general, como el momento en que el grano ha acumulado la máxima cantidad de materia seca, pero en algunos casos se considera como el momento a partir del cual la acumulación de reservas ya no resulta significativamente superior (95% del total). Este estadio suele darse unos 7 días antes de la madurez fisiológica y coincide con el inicio de la fase de pérdida brusca de agua por el grano.

El porcentaje de agua del grano en la madurez fisiológica puede variar entre el 30 y el 40% (figura 5.4), pero no constituye ningún *indicador* del estado de madurez del mismo. En maíz y en

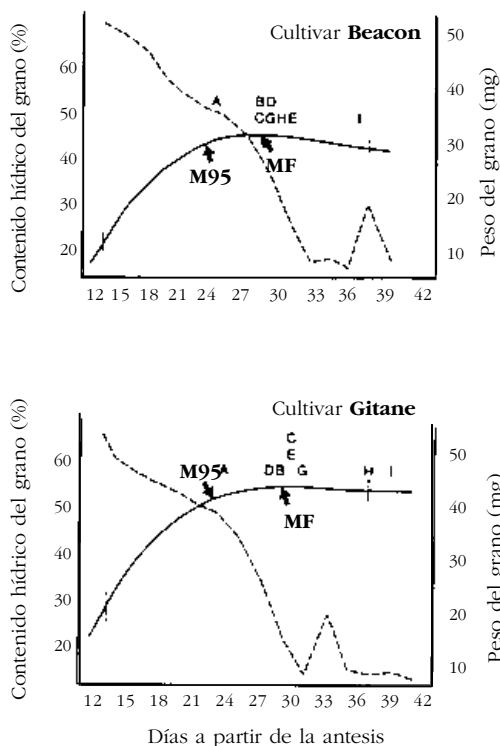


Figura 5.4. Evolución del peso del grano y de su contenido en humedad en dos cultivares de cebada. **MF**, madurez fisiológica, y **M95**, madurez al 95% de la materia seca. Las letras mayúsculas indican pérdida de color verde en distintos órganos: hoja bandera (A), glumas (B), pedúnculo (C), raquis (D), todo el grano (E), aristas (G), vaina de la hoja bandera (H) y nudo superior del tallo (I). (COPELAND y CROOKSTON, 1985).

sorgo el momento de la madurez fisiológica es perceptible por la aparición de un punto negro en la base del grano. En cereales de invierno, en cambio, no aparece ninguna referencia clara. No obstante, se han definido indicadores de madurez fisiológica y de madurez al 95% de materia seca acumulada en trigo, cebada y avena, que coincide con la pérdida del color verde de las glumas o del pedúnculo, en el primer caso, y con la pérdida total de color verde de la hoja bandera en la madurez al 95% de materia seca acumulada.

5.1.1. Acumulación de sustancias de reserva en el grano

El crecimiento del grano se produce en varias fases. Inmediatamente después de la antesis tiene lugar una *fase de latencia* (coincidiendo con la fase de multiplicación celular intensa), en la cual la acumulación de materia seca es escasa.

Las necesidades de la inflorescencia en asimilados durante esta fase son escasas, por lo que el tallo y la misma inflorescencia incrementan sus reservas, según se acaba de indicar. En maíz y en sorgo estas reservas de postfloración constituyen un elemento esencial del rendimiento en grano.

Después de esta fase, sigue una *fase de crecimiento lineal* del grano que finaliza casi bruscamente (figura 5.5).

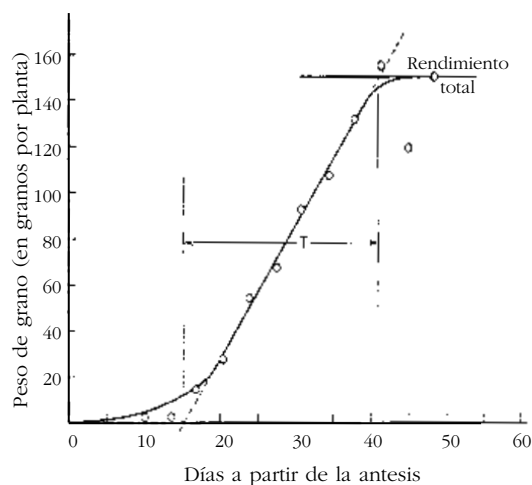


Figura 5.5. Crecimiento del grano en maíz. T es el periodo de llenado efectivo (DUNCAN, 1980).

La curva descrita para el maíz no coincide exactamente con la de los cereales de paja, ya que en trigo, por ejemplo, la relación entre el peso del grano y el tiempo es curvilínea (Gebeyehou y col., 1982, Darrock y Baker, 1995, y figura 5.12). No obstante, la fase de rápido crecimiento del grano («lineal») está caracterizada por dos parámetros distintos y relativamente independientes: el *ritmo* de crecimiento o pendiente de la curva y la *duración* del crecimiento.

Diversos autores han obtenido correlaciones positivas entre cada uno de ambos parámetros y el tamaño final del grano. Debido a ello ha sido posible obtener cultivares con un rápido desarrollo del grano, o bien alargar el período de llenado para conseguir en ambos casos el mismo propósito de aumentar su tamaño.

La variación del período de llenado del grano del maíz (T en la figura 5.5) explica, según Boote y Tollenaar (1994), la mayor parte de las diferencias de rendimiento entre cultivares.

Tal como se ha indicado más arriba, las sustancias de reserva que se almacenan en el grano proceden de las que la planta había acumulado antes de la antesis y de las que continúa elaborando a lo largo del período de formación del grano (figura 5.6), en distinta proporción según las especies y las condiciones de maduración (Spiertz y Kramer, 1979).

En condiciones favorables de crecimiento, los *hidratos de carbono* acumulados en el grano proceden, sobre todo, de la fotosíntesis que tiene lugar después del espigado: en la hoja bandera y en los tejidos clorofílicos de la propia espiga (aristas, glumas, glumillas, pedúnculo y, en gran medida, de las capas verdes del pericarpio del grano). Se considera que los carbohidratos procedentes de la fotosíntesis llegan al grano en forma de sacarosa, que constituye el precursor del almidón sintetizado en el propio grano.

Aunque el nivel de carbohidratos solubles acumulados en el tallo aumenta a partir de la antesis y disminuye cuando el grano se está formando, la traslocación de estas sustancias hacia el grano es limitada y se ha comprobado que una gran parte de ellas se utiliza en la respiración.

Cabe diferenciar, a este respecto, el comportamiento de las gramíneas anuales (entre ellas los cereales) del de las gramíneas vivaces (praten-ses). En las primeras, la migración de sustancias acumuladas por la planta puede ser *completa*, ya que ésta muere, mientras que en las últimas la migración de reservas es *incompleta*, puesto que la planta necesitará las reservas no transferidas al grano para rebrotar posteriormente. Conviene señalar, no obstante, que la anterior distinción no debe considerarse en sentido estricto, ya que las plantas de cereales acumulan en sus tallos reser-

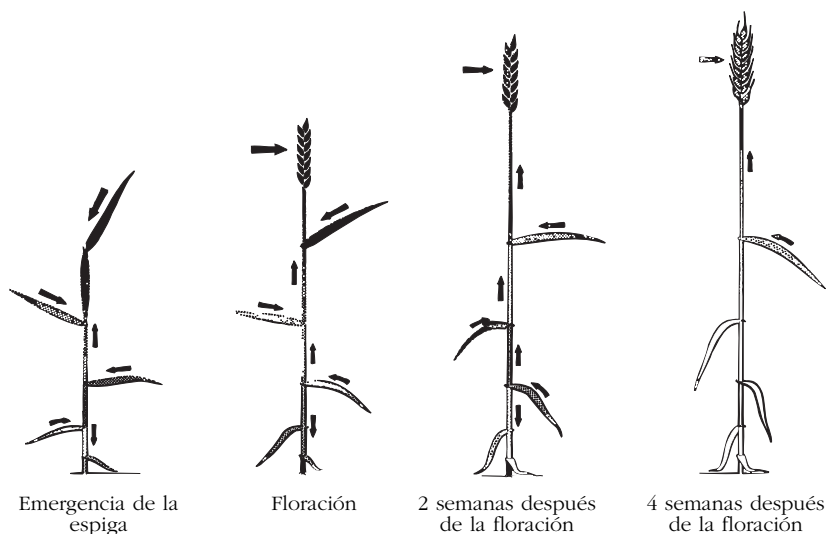


Figura 5.6. Formación y distribución de los fotosintatos en cereales durante la maduración del grano. La intensidad de negro indica la de la fotosíntesis y la magnitud de las flechas indica la intensidad y la dirección de traslocación de los asimilados (LALOUX y col., 1980).

vas que luego no son transferidas al grano, según se acaba de indicar.

En la tabla 5.1 se puede observar que en condiciones climáticas favorables el porcentaje de carbono asimilado antes de la antesis y trasladado hacia el grano alcanza, por término medio, un 11-12% del total presente en el grano. Probablemente, la mayor parte del mismo procede de compuestos proteicos previamente formados.

El papel de los hijuelos vegetativos o formados tardíamente en relación con el rendimiento en grano es controvertido. Algunos autores los consideran perjudiciales, en cereales de invierno, porque no producen grano y compiten por los asimilados con los vástagos principales y los hijuelos primarios. No obstante, cuando tiene lugar un déficit hídrico después de la antesis, aquellos hijuelos pueden aportar C y N al grano que se está llenando, tal como han demostrado Palta y colaboradores (1994). Este papel puede ser importante especialmente en climas de tipo mediterráneo.

La acumulación de nitrógeno sigue una pauta semejante a la de los hidratos de carbono (Brunori y Micke, 1979). Antes de empezar la fase de rápido almacenaje de proteínas, las que están presentes en el grano son de tipo estructural o enzimático. Posteriormente, se acumulan las proteínas de reserva.

Pero al contrario de lo que sucede con los glúcidos, la principal fuente de proteínas del grano (70-90%) la constituyen los compuestos nitrogenados presentes en los tejidos vegetales en el



Figura 5.7. En condiciones favorables de crecimiento los hidratos de carbono que se acumulan en el grano de trigo proceden, sobre todo, de la fotosíntesis que tiene lugar después del espigado.

momento de la antesis. El nitrógeno restante es absorbido del suelo o trasladado de las raíces durante la formación del grano. No obstante, algunos autores han comprobado que el nitrógeno procedente del que la planta acumula a partir de la antesis representa un porcentaje mayor que el indicado (Harper, 1994).

Tabla 5.1
Importancia de la contribución del C acumulado durante el crecimiento vegetativo en la formación del grano en condiciones favorables (BOOTE y TOLLENAAR, 1994).

Cultivo	¹⁴ C recuperado en el grano (1)	Contribución al rendimiento (2)	Referencia
Cebada	7-18	11	AUSTIN y col., 1980 b
Cebada	-	12	BIDINGER y col., 1977
Trigo	-	13	BIDINGER y col., 1977
Trigo	7-15	7	AUSTIN y col., 1977
Trigo	8-16	-	GENT y KIYOMOTO, 1989
Maíz	7-14	3-10	SIMMONS y JONES, 1985
Sorgo	17	12	FISHER y WILSON, 1971

(1) Porcentaje del C fijado antes de la antesis

(2) Porcentaje del rendimiento

Se ha supuesto que en cereales de invierno la acumulación de proteína y la síntesis de carbohidratos compiten por la energía y los átomos de C que precisan para su síntesis (la energía de 1 gramo de glucosa puede ser usada para producir 0,83 gramos de carbohidratos o bien 40 gramos de proteína). No obstante, Bázinger y colaboradores (1994) demostraron que si el cereal dispone de mayores concentraciones de N durante este período, aunque se reducen transitoriamente la acumulación de carbohidratos en el grano, los efectos sobre la tasa fotosintética y la persistencia de la superficie foliar compensan ampliamente y permiten incrementar tanto el nivel de carbohidratos como el de proteínas.

5.1.2. Acumulación de materia seca

En gramíneas pratenses no cabe considerar esta cuestión durante el período de maduración del grano, porque deben ser aprovechadas con anterioridad (apartado 6.1.1).

La pauta de crecimiento de los cereales de invierno a partir del espigado es distinta de la del maíz: en las 2-3 semanas posteriores al espigado (hasta que el tallo de aquéllos deja de crecer) la materia seca acumulada en los órganos vegetativos evoluciona paralelamente en los dos grupos de cereales, pero a partir de este momento la acumulación de materia seca se estabiliza muy deprisa en los cereales de invierno, e incluso baja ligeramente a continuación, mientras que en el maíz continúa aumentando hasta llegar al estadio de grano pastoso.

El estadio en que los cereales de invierno alcanzan la producción máxima (expresada en kg de MS/ha) puede variar desde el grano lechoso hasta la madurez, según el cultivar y las condiciones climatológicas (tabla 5.2).

La materia seca, durante este período, se acumula sobre todo en la inflorescencia (Hunt y Edgington, 1981). A partir de la antesis sigue aumentando el peso de los tallos hasta unas tres semanas después, cuando los granos empiezan a formarse y se alcanza el máximo peso de tallos por hectárea. A partir de este momento los tallos pierden peso (por traslocación o por simple consumo de las reservas acumuladas), mientras que

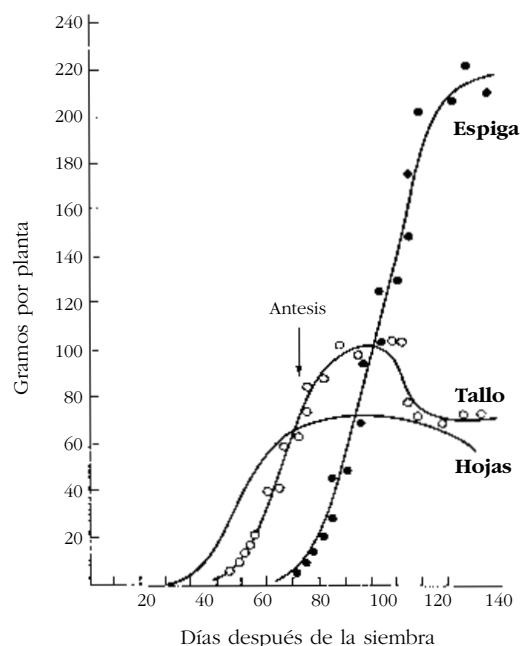


Figura 5.8. Acumulación de materia seca en los órganos de una planta de maíz cultivado en regadío (DUNCAN, 1980).

la inflorescencia continúa aumentando de peso hasta el final del ciclo (figura 5.8).

Las plantas de cereal pueden acumular materia seca en la inflorescencia incluso después de haber perdido el color verde, lo que indica que tiene lugar una removilización de sustancias acumuladas en otros órganos.

Tabla 5.2
Estadio de máxima producción (kg de MS/ha) en diversos cultivares de cereales de invierno, según el año, en Caldes de Montbui (Barcelona) (PUJOL, 1990).

Cultivar	Año 1988	Año 1989
Avena <i>AC1 Pané</i>	G. lechoso	G. lechoso
Avena <i>Roja de Argelia</i>	G. acuoso	G. acuoso
Cebada <i>Hatif de Grignon</i>	G. pastoso	G. pastoso
Cebada <i>Plaisant</i>	G. pastoso	G. pastoso
Trigo <i>Anza</i>	G. p-duro	G. lechoso
Trigo <i>Estrella</i>	G. lechoso	G. acuoso
Triticale <i>Manijero</i>	G. lechoso	G. lechoso
Triticale <i>Trujillo</i>	G. lechoso	G. lechoso

5.2. Factores

5.2.1. Dormancia

La dormancia de la semilla en las gramíneas es una característica *genética* que se manifiesta por una gran diversidad de mecanismos: morfológicos, fisiológicos y bioquímicos.

Tiene gran importancia para la supervivencia de las especies espontáneas ya que presenta ventajas adaptativas para cada una de las zonas climáticas terrestres, pero, al mismo tiempo, crea dificultades en los sistemas de cultivo, porque:

- a) puede limitar la nascencia de los cereales o de las gramíneas pratenses sembradas,
- b) permite la persistencia de ciertas malas hierbas, como la avena loca, *Echinochloa spp.*, etc. (Se ha observado una correlación positiva entre el éxito de la mala hierba y la duración de la dormancia).

En todos los géneros de gramíneas pratenses se encuentran diversas especies que presentan dormancia, lo que hace suponer que se trata de una característica general de la familia.

Al domesticar los cereales se eliminó, en gran medida, la dormancia, pero subsiste en mayor o menor grado en diversos cultivares de las principales especies. Por otra parte, en muchos casos, ha debido ser reintroducida una dormancia limitada para evitar la germinación en espiga.

En la mayoría de los cultivares modernos de trigo la dormancia desaparece pocos días después de la cosecha. Pero en algunos de ellos permanece durante más tiempo.

Los cultivares de arroz de tipo *indica* suelen presentar dormancia, lo que resulta perjudicial para el cultivo continuo, mientras que en los cultivares de tipo *japonica* tiene menos persistencia.

La cebada es el cereal en el que más se ha estudiado la dormancia, ya que ésta perjudica la uniformidad de la germinación para la fabricación de cerveza. Esta especie presenta una gran diversidad varietal con respecto a dicha característica.

En todas las gramíneas se ha puesto de manifiesto que las *temperaturas* elevadas durante el

período de maduración del grano disminuyen la dormancia y las bajas la aumentan. No obstante, a partir de los datos climáticos resulta muy difícil pronosticar la dormancia en trigo y cebada, ya que se ha constatado, además, una respuesta distinta según el cultivar.

El efecto de la *humedad* durante la maduración ha sido poco estudiado (se sabe, por ejemplo, que en cebada recogida húmeda aumenta la dormancia). En cambio, se ha estudiado mucho el efecto de la humedad sobre el grano almacenado (véase la tabla 5.3).

Otros factores que afectan a la dormancia de las semillas almacenadas son los siguientes:

- Las *temperaturas elevadas*, que favorecen la pérdida de dormancia, si el grano está seco.
- El aumento de la *presión de oxígeno*, que, en general, rompe la dormancia, aunque en arroz puede suceder lo contrario.
- El *ácido giberélico*, que contribuye a romper la dormancia, pero su acción no resulta siempre homogénea.

Tabla 5.3
Influencia de los cambios de humedad sobre la dormancia de las semillas maduras de cereales (SIMPSON, 1990).

Tratamiento dado a la semilla	Efecto
Arroz	
Mojada y secada	-
Almacenada en seco a 3 °C	=
Mojada a 3 °C	-
Mojada en agua caliente	-
Sometida a baja humedad de noche, sol de día	-
Sometida a alta humedad de noche, sol de día	=
Tratada con aire seco y luego alta temperatura	-
Avena	
Mojada en agua caliente y secada	-
Cebada	
Mojada en agua caliente y secada	-
Reducción de su humedad al 12,7%	-
Calentada a 39 °C sin pérdida de agua	-
Trigo	
Sometida a alta humedad y alta temperatura	+
Mojada en agua caliente y secada	-
Desecada a alta temperatura	+

5.2.2. Formación y secado del grano

Durante el período de maduración del grano se determina un importante componente del rendimiento de los cereales: el **peso de 1.000 granos**. Tal como se ha indicado, en la primera fase de dicho período se establece el peso potencial del grano, el cual se concretará según las condiciones de desarrollo de la fase siguiente.

Aunque se sabe que la duración de cada fase y la intensidad con que se desarrolla están controladas por distintas hormonas, cuya concentración varía a lo largo del período, quedan muchos aspectos de la fisiología de la planta todavía no explicados. No obstante, con independencia de ello, se ha comprobado, en estudios realizados básicamente en trigo, la acción de diversos factores que inciden en distinta medida en el rendimiento final.

Fase de latencia

El **peso potencial del grano** depende, básicamente, de *caracteres genéticos* ligados al cultivar y, en menor medida, de los factores que influyen en la multiplicación celular durante la primera fase del período:

- la *radiación* y la *disponibilidad de agua* actúan positivamente,
- la *competencia* lo hace negativamente,
- la *temperatura* incide sobre la duración de la fase de modo que, cuando ésta aumenta, se acorta la fase y, por tanto, se reduce el peso potencial del grano.

La duración de la fase de latencia está relacionada con el número de granos formados en cada inflorescencia. En maíz puede durar entre 15 y 18 días; en sorgo, unos 14, mientras que en trigo es mucho menor. No obstante, en esta última especie, cuanto más largo sea este período, mayor será el potencial para fertilizar las flores, y se incrementará el número de granos por espiga, lo que se ve particularmente favorecido por efecto de temperaturas moderadas.

Fase de crecimiento lineal del grano

Delimitado el peso potencial del grano (en definitiva, la capacidad máxima de acumulación



Figura 5.9. Cultivar de arroz que conserva las hojas superiores fotosintéticamente activas cuando la panícula ya ha adquirido el color dorado.

de reservas), diversos factores pueden afectar positiva o negativamente la adecuada expresión del mismo. Cabe diferenciar los dependientes de la propia planta y los relacionados con el ambiente (Spiertz, 1979).

Dependen de la propia **planta**:

1. La *capacidad fotosintética de la planta* a partir de la antesis, cuya influencia, si no se dan otras limitaciones, es de primera magnitud. La conservación de la capacidad fotosintética durante el período de maduración del grano es una característica que se ha mejorado en algunas especies (*genotípica*), por ejemplo, en el arroz (figura 5.9), y también en el trigo, pero resulta perjudicada en gran medida por la *sequía* y, particularmente, por las *enfermedades* que atacan a las partes superiores de la planta.
2. El nivel de *substancias acumuladas* por la planta antes de la antesis. La contribución de las sustancias acumuladas en el tallo en el peso final del grano puede ser muy variable,

según las condiciones del medio: si no hay estrés, la aportación se sitúa alrededor del 10% del peso final del grano, mientras que en condiciones difíciles puede ser del 50%, e incluso más elevada.

La aportación de las reservas acumuladas anteriormente por la planta resulta especialmente importante en áreas secas y calurosas, tal como se pone de manifiesto en la figura 5.10,

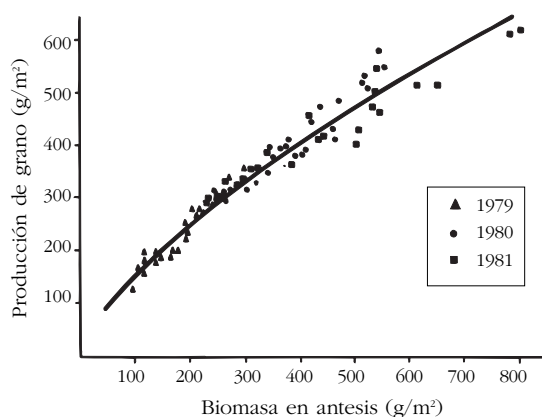


Figura 5.10. Correlación entre la producción de grano y la biomasa en antesis del cultivo (GARCÍA DEL MORAL y RAMOS, 1989).

establecida para condiciones del sur de España: la producción de grano, en cebada, presenta una elevada correlación con la biomasa del cultivo en la antesis.

3. El *cultivar*. Los factores genéticos afectarían sobre todo a la rapidez de llenado del grano; pero, por otra parte, la duración de las distintas fases puede variar según el cultivar, tal como muestra la figura 5.11: en los cultivares modernos la fase de multiplicación celular es más corta y la de acumulación de reservas más larga que en los cultivares antiguos, al mismo tiempo que, en su conjunto, en los primeros se ha alargado la duración del período.

También se ha comprobado que los cultivares de trigo altos acumulan en el grano un porcentaje de materia seca fotosintetizada después de la antesis inferior al de los cultivares bajos. Ello explicaría que aquéllos se defendieran mejor que estos últimos frente a condiciones adversas durante el período de maduración.

Aunque está ampliamente aceptado que las aristas aportan fotosintatos al grano durante su crecimiento, Weyhrich y colaboradores (1995) no obtuvieron diferencias de rendimiento en grano entre trigos aristados y trigos mochos, cultivados tanto en secano como en regadío.

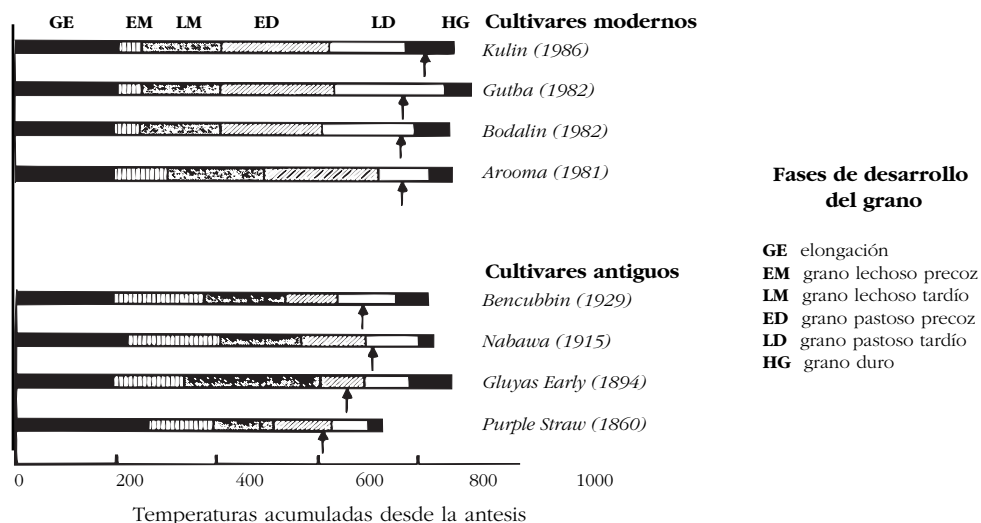


Figura 5.11. Duración de las diversas fases de desarrollo del grano de trigo en cultivares australianos antiguos y modernos. La flecha indica la madurez fisiológica (Loss y col., 1989).

Entre los **factores ambientales** sobresalen:

1. La **temperatura**. Al aumentar ésta se incrementa la velocidad con que se acumulan las reservas, pero, en contrapartida, el consumo de asimilados es mayor, se acelera el envejecimiento de las partes verdes de la planta y se reduce la duración de la fase. Como consecuencia, las elevadas temperaturas limitan el desarrollo del grano y contribuyen a disminuir el peso de 1000 granos, pero, según se desprende de la comparación entre las gráficas (a) y (b) de la figura 5.12, afectan en mayor medida a la acumulación de almidón que a la de proteínas, con lo que se incrementa el contenido proteico del grano.

Recientemente, Hellevell y colaboradores (1996) han observado, en avena, que el peso del grano y los dos parámetros que caracterizan su función de crecimiento (ritmo de crecimiento y duración del período) son afectados tanto por las temperaturas diurnas como las nocturnas, y son mucho más favorables las de 15 °C que las de 31 °C.

Las bajas temperaturas otoñales pueden limitar el desarrollo del ciclo de los cereales de verano, e incluso, si se producen heladas tempranas, pueden interrumpirlo definitivamente. Si las plantas de sorgo son expuestas a

temperaturas frías (inferiores a 0 °C) antes de la madurez fisiológica hay que esperar una pérdida de rendimiento, por menor peso del grano, y un descenso de su peso específico (Staggenborg y Vanderlip, 1996).

2. La carencia de **agua**, que acelera el envejecimiento de las partes verdes y limita la traslocación de sustancias hacia el grano.

Para adaptar mejor un cultivo a la falta de agua se acostumbra a sembrar menos denso. Sin embargo, la producción de grano obtenida puede ser inferior a la conseguida con siembras más densas. Ello depende del momento en que se presente el déficit hídrico. En efecto, Turner y colaboradores (1994) han comprobado que, cuando el déficit hídrico se presenta después del inicio del llenado del grano, la planta dispone de suficiente agua para que el grano de los hijuelos más tardíos (muy retrasados cuando las siembras son muy claras) haya tenido tiempo de desarrollarse. En cambio, cuando el déficit hídrico tiene lugar inmediatamente después de la antesis es mejor que el cultivo sea más denso, ya que los hijuelos evolucionan más sincrónicamente.

En caso extremo, la traslocación de sustancias al grano puede quedar irreversiblemente interrumpida como consecuencia de un dese-

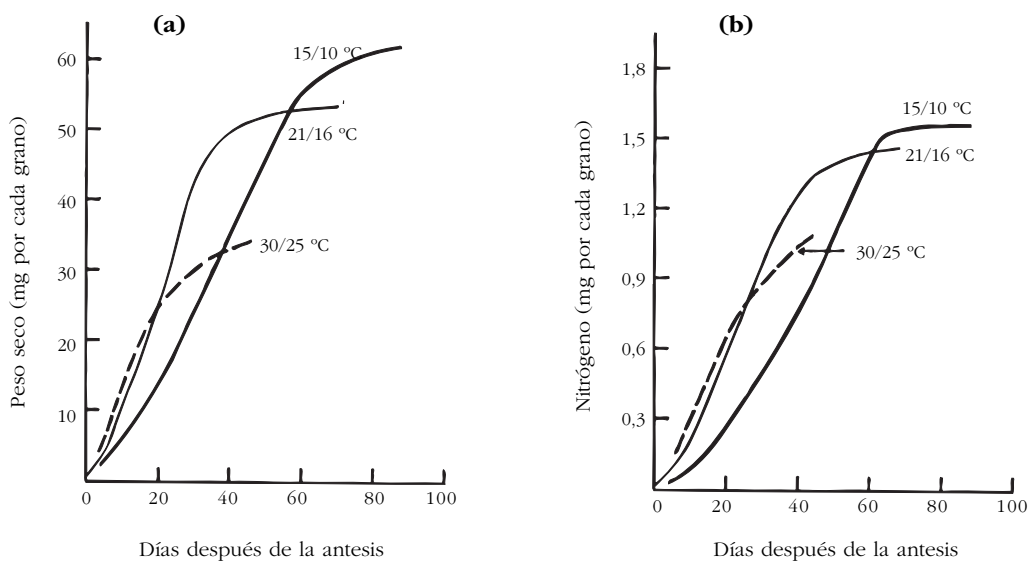


Figura 5.12. Influencia de la temperatura sobre el peso final del grano de trigo (a) y sobre el nitrógeno acumulado en el mismo (b), según SOFIELD y col., 1977 (EVANS y col., 1980).



Figura 5.13. Trigo que ha sufrido el asurado. Aunque la planta aparece todavía verde en su parte superior, la traslocación de sustancias al grano se ha interrumpido definitivamente.

equilibrio entre las necesidades hídricas de la planta y su propia capacidad para satisfacerlas, provocado por un notable incremento de la transpiración. Ello tiene lugar, en particular, cuando a las temperaturas elevadas se suma la presencia de aire cálido y provoca el accidente más grave que puede ocurrir durante este período: el **asurado** del grano (figura 5.13).

3. La presencia de *nitrógeno* a disposición de la planta. Durante este período el nitrógeno puede retrasar la muerte de las hojas, mantener la fotosíntesis durante el llenado del grano y alargar el período de llenado. Pero para obtener resultados positivos en relación con el rendimiento se precisan condiciones hídricas favorables; de lo contrario, la aplicación de nitrógeno sobre el cultivo en primavera puede acentuar la severidad de la sequía y perjudicar el peso del grano (Frederick y Camberato, 1995 a y b).

Secado del grano

La pérdida de humedad del grano, aunque tiene una base fisiológica, resulta afectada principalmente por las *condiciones climatológicas* (figura 5.14): temperaturas bajas, precipitaciones elevadas y plantas menos afectadas por el mal tiempo contribuyen a alargar la fase de secado del grano.

Al contrario de lo que sucede con los cereales de invierno, el grano de los cereales de verano no puede secarse totalmente antes de su cosecha, debido a que las condiciones climatológicas no resultan favorables.

En maíz, especie en la que el grano está, además, protegido por las espatas, existen *cultivares* que pierden agua más rápidamente que otros, lo que tiene gran interés en la práctica.

El contenido en agua del grano en el momento de la cosecha se correlaciona positivamente con la duración del ciclo y del período anterior a la floración, de modo que los híbridos más tardíos suelen presentar un grano más húmedo. Por el contrario, una mayor duración del período de llenado del grano y un índice de cosecha (apartado 5.3) más elevado tienden a favorecer el secado del grano (Dwyer y col. 1994).

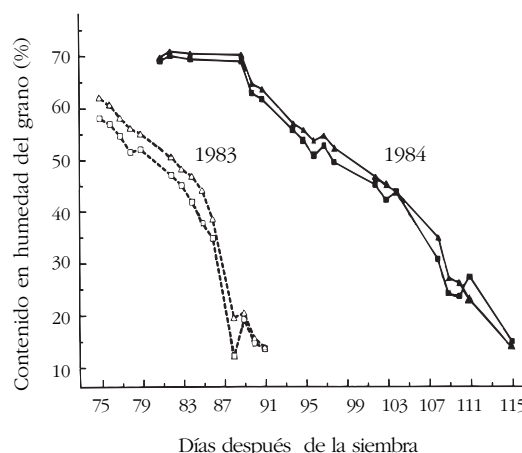


Figura 5.14. Cambios en el contenido de humedad del grano en dos cultivares de cebada, según el año (SUMNER y col., 1987).

5.2.3. Acumulación de materia seca

La pauta de acumulación de materia seca durante el período de maduración del grano depende de la *especie*. Así:

- El trigo muestra un crecimiento más lento que la cebada después del espigado, pero mejora en los estadios finales a causa de su más favorable superficie foliar. Como contraposición, puede ser afectado en mayor medida por la sequía.
- El centeno, que tiene una fase de crecimiento muy rápido antes del espigado, a partir de éste presenta un crecimiento más lento que los demás cereales.
- El triticale, con un período de maduración muy largo, puede acumular gran cantidad de materia seca durante el mismo, aunque en ocasiones ya no incrementa su producción a partir del estadio de grano lechoso.

Cabe esperar mayores diferencias de rendimiento debido al *cultivar* que a la propia especie. Muy a menudo se ha indicado que los cultivares tardíos dan mayores producciones que los precoces, pero no siempre resulta así.

Aunque, en general, los cultivares más altos dan mayor producción de forraje, la producción de MS/ha de los cultivares semiananos de cebada puede llegar a superar, según las circunstancias, a la de los cultivares convencionales (Sheaffer y col., 1994), ya que disminuye la producción de tallos pero aumenta en mayor medida la de grano.

La aplicación de mayores dosis de *abonado nitrogenado* incrementa, también en este período, la producción de materia seca. No obstante, aumentan también las pérdidas a medida que las plantas maduran y disminuye, sobre todo, el peso de la paja.

La *sequía* perjudica los niveles de producción y, en general, contribuye a que el momento de máximo rendimiento se alcance antes que en los años normales. También puede contribuir a disminuir el porcentaje de grano, es decir, afectar al índice de cosecha.

Muy a menudo, las diferencias de comportamiento entre especies y entre cultivares se explican por la presencia de *enfermedades*, que los alteran en distinta medida.

5.3. Índice de cosecha

El índice de cosecha, establecido por Donald en 1962 (Donald y Hamblin, 1976) se define, en cereales, como el porcentaje de materia seca del grano respecto a la materia seca de la parte aérea de la planta. Constituye una medida de la eficiencia de la conversión fotosintética en grano para la valoración del rendimiento económico.

El índice de cosecha, en principio, está relacionado positivamente con el rendimiento en grano y negativamente con el crecimiento vegetativo. No obstante, hay que tener en cuenta que la producción de grano y la de forraje, en cereales de invierno, no están altamente correlacionadas y que la máxima producción de materia seca de la parte vegetativa no se corresponde con el máximo rendimiento en grano. A menudo, el incremento de la producción de grano coincide con una disminución equivalente, o superior, de la producción de paja (variedades situadas por debajo de las líneas de puntos en la figura 5.15).

Los cereales pueden presentar una gran variabilidad de índices de cosecha (tabla 5.4 y figura 5.16), tanto a nivel interespecífico como intraespecífico. El índice de cosecha de los nuevos cultivares de maíz, trigo y arroz se acerca a 0,55.

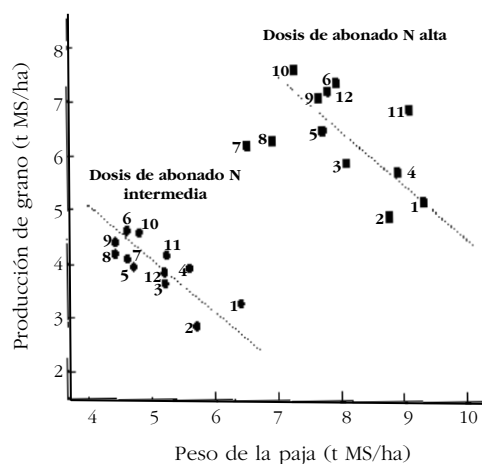


Figura 5.15. Relación entre las producciones de grano y paja de 12 cultivares de trigo de distinta altura (1 = el cultivar más antiguo, 12 = el cultivar más moderno), con dos niveles de abonado nitrogenado (EVANS, 1993).

Tabla 5.4
Índices de cosecha en cereales de invierno según diversos autores.

Especie	Número observaciones	Valores extremos	Referencia
Cebada	15	35-52	SINGH y STOSKOPF, 1971
Centeno	3	27-29	SINGH y STOSKOPF, 1971
Trigo	100	28-46	SINGH y STOSKOPF, 1971
Trigo	58	22-47	SIDDIQUE y col., 1989
Triticale	256	15-50	MALIK y col., 1988

Las diferencias entre cultivares se relacionan, principalmente, con la altura de la planta y con la traslocación de sustancias desde el tallo al grano (figura 5.18). En este sentido cabe indicar que, aunque el rendimiento biológico ha crecido poco a lo largo del tiempo, el índice de cosecha lo hizo progresivamente, sobre todo al acortarse la altura de las plantas (figura 5.17).

El índice de cosecha está inevitablemente afectado por los factores ambientales que inciden sobre la acumulación de materia seca, tanto los que actúan antes de la antesis como durante el período de maduración del grano. Así, al aumentar la densidad de siembra tiende a disminuir el índice de cosecha; la sequía provoca una caída, a veces muy importante, del índice de cosecha y el abonado nitrogenado también influye negati-



Figura 5.17. Evolución de la altura de la planta en cultivares de trigo ingleses, consecuencia de la mejora genética (adaptado de SOLTNER, 1978).

vamente. No obstante, según puede observarse en la figura 5.15, los modernos cultivares de trigo (9,10,11 y 12), al ser abonados con altas dosis de N mejoran el índice de cosecha, puesto que se sitúan claramente por encima de la línea de puntos, de pendiente -1.

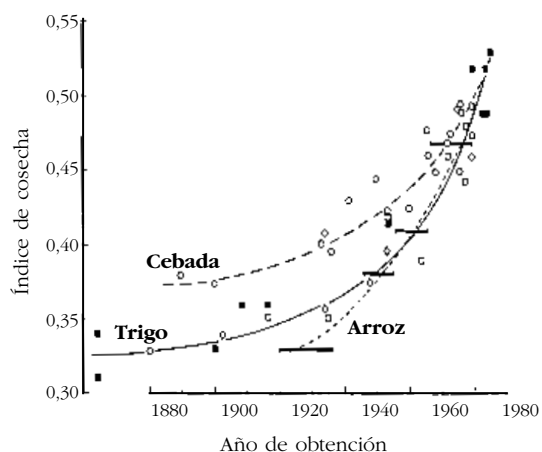


Figura 5.16. Incremento del índice de cosecha de los cultivares de cebada (círculos huecos), trigo y arroz (líneas transversales), según el año de su obtención (EVANS, 1993).

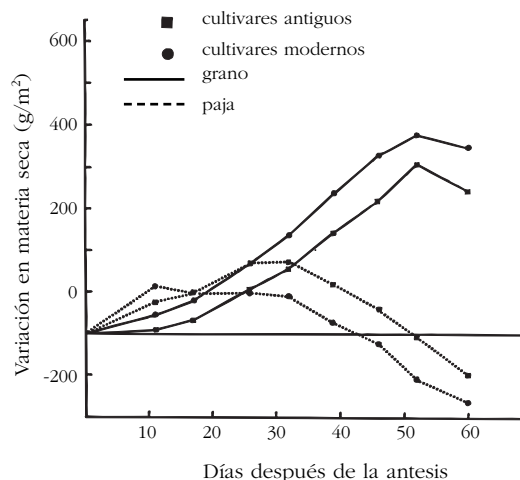


Figura 5.18. Variación del peso del grano y de la paja a partir de la antesis en cultivares antiguos y modernos de trigo (AUSTIN y col., 1980 a).

5.4. Consecuencias agronómicas

- 1^a Para la **producción de semillas**, las *gramíneas pratenses* deben segarse antes de finalizar la segunda fase del período de maduración del grano, para evitar que desgranen.
- 2^a Los *cereales* destinados a la producción de semilla también se suelen recoger a partir de la madurez fisiológica, para limitar el riesgo de pérdidas. Tanto en este caso como en el anterior, las semillas deberán secarse para su conservación. Se trata de una operación delicada, ya que, con el calor, se pueden perjudicar los embriones.
- 3^a En producción de grano, por el contrario, no se justifica cosechar antes de que éste alcance la **humedad** adecuada para su conservación (inferior al 14%), si ello es posible. En nuestras condiciones, los cereales de invierno no suelen presentar problemas en este sentido, pero el maíz, el sorgo y el arroz no pueden alcanzar aquellos niveles de humedad, por lo que debe procederse al secado artificial del grano, con el consiguiente encarecimiento del producto.
- 4^a La **protección de la boja bandera** y la espiga contra el ataque de enfermedades puede tener interés económico, debido a la importancia que tiene el aporte de fotosintatos para el llenado del grano. Ello es especialmente

cierto cuando la calidad del grano constituye un factor decisivo para su comercialización, tal como sucede en trigo duro y en cebada para producción de cerveza.

- 5^a Siendo la temperatura el factor ambiental que, durante este período, incide en mayor medida sobre la producción de grano, la principal estrategia productiva debe centrarse en la adaptación de la **precocidad** de los cultivares y de las especies a cada localidad (figura 5.19), con el objeto de que: a) los cereales de invierno puedan desarrollar la segunda fase del período en las mejores condiciones posibles y b) los cereales de verano aseguren la realización del ciclo.
- 6^a En nuestras condiciones, las zonas altas y los vientos frescos y suaves son más favorables para la producción de grano que las zonas bajas y los días calurosos, lo que se explica por la influencia de la **temperatura** sobre este período. Por el contrario, cuando las temperaturas elevadas favorecen un acabamiento rápido del período, se dan las condiciones adecuadas para la producción de trigos de mayor calidad (contenido proteico).
- 7^a La distinta **duración del período de maduración** del grano de las diversas especies de cereal de invierno puede condicionar la adaptación de las mismas a determinadas situaciones. Por ejemplo, la cebada se adapta mucho mejor que el trigo y que el triticale a los suelos que al final de primavera tienen más dificultad para conservar la humedad.



Figura 5.19. La precocidad de los cultivares constituye una característica básica para su adaptación a una zona concreta: variedades de trigo en Bell-lloc (Lleida).

5.5. Bibliografía

- AUSTIN, R.B., BINGHAM, J., BLACKWELL, R.D., EVANS, L.T., FORD, M.A., MORGAN, C.L. y TAYLOR, M., 1980a. «Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes». *J. agric. Sci., (Camb.)*, 94, 675-689.
- AUSTIN, R.B., EDRICH, J.A., FORD, M.A. y BLACKWELL, R.D., 1977. «The fate of the dry matter, carbohydrates and ¹⁴C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling». *Ann. Bot.*, 41, 1309-1321.
- AUSTIN, R.B., MORGAN, C.L., FORD, M.A. y BLACKWELL, R.D., 1980b. «Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons». *Ann. Bot.*, 45, 309-319.
- BÄZINGER, M., FEIL, B. y STAMP, P., 1994. «Competition between nitrogen accumulation and grain growth for carbohydrates during grain filling of wheat». *Crop Sci.*, 34, 440-446.
- BIDINGER, F., MUSGRAVE, R.B. y FISCHER, R.A., 1977. «Contribution to stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley». *Nature (Lond.)*, 270, 431-433.
- BOOTE, K.J. y TOLLENAAR, M., 1994. «Modeling genetic yield potential». En K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair y G.M. Paulsen (eds.), *Physiology and determination of crop yield*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 533-565.
- BRUNORI, A. y MICKE, A., 1979. «Dry matter and nitrogen accumulation in the developing seed of *Triticum aestivum*». En J.H.J. Spiertz y Th. Kramer (eds.) *Crop physiology and cereal breeding*. Proceedings of Eucarpia workshop. Wageningen, Holanda, 156-160.
- COPELAND, PH. y CROOKSTON, R.K., 1985. «Visible indicators of physiological maturity in barley». *Crop Sci.*, 25, 843-847.
- DARROCK, B.A. y BAKER, R.J., 1995. «Two measures of grain filling in spring wheat». *Crop Sci.*, 35, 164-168.
- DONALD, C.M. y HAMBLIN, J., 1976. «The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria». *Adv. Agron.*, 28, 361-405.
- DUNCAN, 1980. «Maize». En L.T. Evans (ed.) *Crop physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, 23-50.
- DWYER, L.M., MA, B.L., EVENSON, L. y HAMILTON, R.I., 1994. «Maize physiological traits related to grain yield and harvest moisture in mid- to short-season environments». *Crop Sci.*, 34, 985-992.
- * EVANS, L.T. 1993. *Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- * EVANS, L.T., WARDLAW, I.F. y FISCHER, R.A., 1980. «Wheat». En L.T. Evans, *Crop physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, 101-149.
- FISCHER, K.S. y WILSON, G.L., 1971. «Studies of grain production in *Sorghum vulgare*. I. The contribution of pre-flowering photosynthesis to grain yield». *Aust. J. Agric. Res.*, 22, 33-37.
- FREDERICK, J.R. y CAMBERATO, J.J., 1995a. «Water and nitrogen effects on winter wheat in the Southeastern Coastal Plain: I. Grain yield and kernel traits». *Agron. J.*, 87, 521-526.
- FREDERICK, J.R. y CAMBERATO, J.J., 1995b. «Water and nitrogen effects on winter wheat in the Southeastern Coastal Plain: II. Physiological responses». *Agron. J.*, 87, 527-533.
- * GARCÍA DEL MORAL, L. y RAMOS, J.-M., 1989. «Fisiología de la producción del grano». En J.-L. Molina, *La cebada*. Mundi-Prensa, Madrid, 137-178.
- GALLAGHER, J.N., 1979. «Ear development: processes and prospects». En J.H.J. Spiertz y Th. Kramer (eds.), *Crop physiology and cereal breeding*. Proceedings of Eucarpia workshop. Wageningen, Holanda, 3-9.
- GEBEYEHOU, G., KNOTT, D.R. y BAKER, R.J., 1982. «Rate and duration of grain filling in Durum wheat cultivars». *Crop Sci.*, 22, 337-340.
- GENT, M.P.N. y KIYOMOTO, R.K., 1989. «Assimilation and distribution of photosynthate in winter wheat cultivars differing in harvest index». *Crop Sci.*, 29, 120-125.
- GESLIN, H. y JONARD, P., 1948. «Maturation du blé et climat». *Ann. Nutrit. et Alimentation*, 2, 3-6, 111-121.

- HARPER, J.E., 1994. «Nitrogen metabolism». En K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair y G.M. Paulsen (eds.), *Physiology and determination of crop yield*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 285-302.
- HELLEWELL, K.B., STUTHMAN, D.D., MARKHART III, A.H. y ERWIN, J.E., 1996. «Day and night temperature effects during grain-filling in oat». *Crop Sci.*, 36, 624-628.
- HUNT, L.A. y EDGINGTON, L.V., 1981. «Dry matter accumulation and distribution in winter wheat grown in a humid continental climate». *Can. J. Bot.*, 59, 415-420.
- LALOUX, R., FALISE, A. y POELAERT, J., 1980. «Nutrition and fertilization of wheat». En *Wheat*. Documenta Ciba-Geigy. Basilea, Suiza, 19-24.
- LOOS, S.P., KIRBY, E.J.M., SIDDIQUE, K.H.M. y PERRY, M.W., 1989. «Grain growth and development of old and modern Australian wheats». *Field Crops Res.*, 21, 131-146.
- MALIK, K.P.S., MOGHE, B.M., GADEWADIKAR, P.N., PANDYA, S.C. y VERMA, S., 1988. «A comparative study of biomass production and harvest index in triticales and wheat and their relationship with grain yield». *Cereal Res. Comm.*, 16 (3-4), 219-222.
- * MOULE, C., 1980. *Céréales*. La Maison Rustique, París.
- PALTA, J.A., KOBATA, T., TURNER, N.C. y FILLERY, I.R., 1994. «Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by post-anthesis water deficits». *Crop Sci.*, 34, 118-124.
- PUJOL, M., 1990. *Evolución de la composición morfológica y en principios nutritivos de cereales de invierno utilizados como forraje*. Tesis doctoral. Universitat Politècnica de Catalunya. Lleida.
- SHEAFFER, C.C., RASMUSON, D.C. y SIMMONS, S.R., 1994. «Forage yield and quality of semidwarf barley». *Crop Sci.*, 34, 1662-1665.
- SIDDIQUE, K.H.M., KIRBY, E.J.M. y PERRY, M.W., 1989. «Ear:stem ratio in old and modern wheat varieties; relationship with improvement in number of grains per ear and yield». *Field Crops Res.*, 21, 59-78.
- SIMMONS, S.R. y JONES, R.J., 1985. «Contributions of pre-silking assimilate to grain yield in maize». *Crop Sci.*, 25, 1004-1006.
- SIMPSON, G.M., 1990. *Seed dormancy in grasses*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- SINGH, I.D. y STOSKOPF, N.C., 1971. «Harvest index in cereals». *Agron. J.*, 63, 224-226.
- SOFIELD, I., EVANS, L.T., COOK, M.G. y WARDLAW, I.F., 1977. «Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat». *Aust. J. Plant Physiol.*, 4, 785-797.
- SOLTNER, D., 1977. *Les grandes productions végétales*, 8ème. édition. Collection Sciences et Techniques Agricoles. Sainte-Gemmes-sur-Loire, Francia.
- SPIERTZ, J.H.J., 1979. «Weather and nitrogen effects on rate and duration of grain growth and on grain yield of wheat cultivars». En J.H.J. Spiertz y Th. Kramer (eds.), *Crop physiology and cereal breeding*. Proceedings of Eucarpia workshop. Wageningen, 60-64.
- * SPIERTZ, J.H.J. y KRAMER, Th., 1979. *Crop physiology and cereal breeding*. Proceedings of Eucarpia workshop. Wageningen, Holanda.
- STAGGENBORG, S.A. y VANDERLIP, R.L., 1996. «Sorghum grain yield reductions caused by duration and timing of freezing temperatures». *Agron. J.*, 88, 473-477.
- SUMNER, A.K., CROWLE, W.L., SPURR, D.T. y KERNAN, J.A., 1987. «The effect of immaturity and harvesting method on the properties and quality of barley». *Can. J. Plant Sci.*, 67, 953-963.
- TOTTMAN, D.R. y BROAD, H., 1987. «The decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations». *Ann. appl. Biol.*, 110, 441-454.
- TURNER, N.C., PRASERTSAK, P. y SETTER, T.L., 1994. «Plant spacing, density and yield of wheat subjected to postanthesis water deficits». *Crop Sci.*, 34, 741-748.
- WEYHRICH, R.A., CARVER, B.F. y MARTIN, B.C., 1995. «Photosynthesis and water-use efficiency of awned and awnleted near-isogenic lines of hard red winter wheat». *Crop Sci.*, 35, 172-176.

6. El rebrote de las gramíneas

6.1. Descripción

6.1.1. El segundo ciclo

Finalizado el primer ciclo, las gramíneas pluri-
anuales inician un nuevo ciclo de vegetación, el
segundo ciclo natural (figura 6.1).

Una parte de la planta muere: la superior de
los tallos espigados, algunos hijuelos herbáceos y
parte o todo el sistema radicular ligado a los mis-
mos; y otra parte permanece viva: la base de los
tallos floríferos, algunos hijuelos herbáceos y las
raíces de estos últimos (figura 6.2).

La planta brotará porque:

1. Las yemas axilares de los hijuelos vegeta-
tivos iniciarán su desarrollo.
2. Las yemas laterales, situadas en la base de
los tallos, evolucionarán hasta convertirse
en hijuelos.

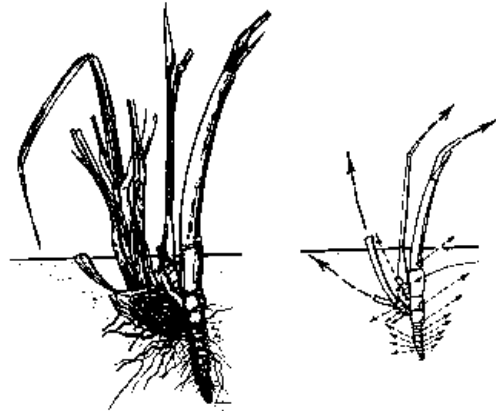


Figura 6.2. Rebrote de una gramínea pluri-anual
después del primer ciclo (BARLOY y BOUGÉ, 1964).

3. Los hijuelos vegetativos podrán, asimismo,
desarrollarse.

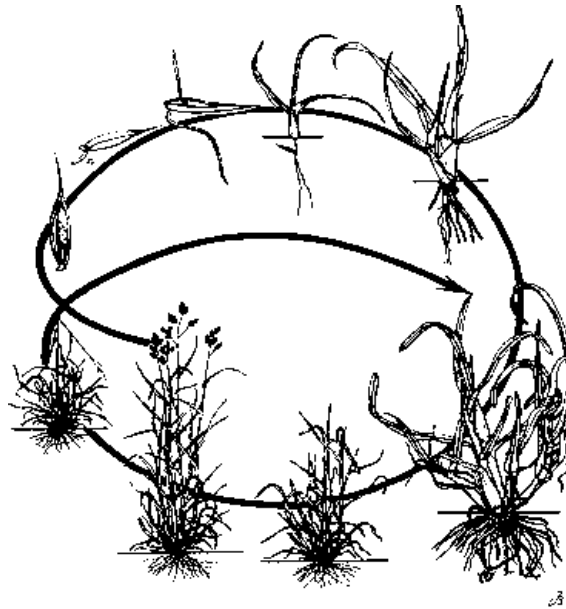


Figura 6.1. Desarrollo de una gramínea pluri-anual (dactilo):
primer y segundo ciclos productivos (BARLOY y BOUGÉ, 1964).

Las gramíneas que han alcanzado el final del primer ciclo rebrotan con dificultad, ya que los principales factores que influyen en el rebrote (apartado 6.2) les resultan desfavorables. Desde el punto de vista de la utilización del forraje tampoco tiene interés llegar al final del primer ciclo en gramíneas pratenses. Por ello, se recomienda que el prado no alcance dicha fase.

Sin embargo, en la explotación de los prados de gramíneas no se trata tan sólo de evitar que las plantas envejecen (y pierdan calidad y capacidad para rebrotar) sino de obtener la máxima productividad de las mismas. Este objetivo no se alcanza maximizando la producción fotosintética, como se suponía hasta principios de la década de 1980, sino cortando el prado antes de que alcance su umbral de producción (apartado 3.4.1), según han puesto de manifiesto Parsons y colaboradores en Hurley y Brickman y Hodgson (1983), principalmente (Clark, 1994).

Por consiguiente, una correcta explotación de las gramíneas pratenses supone aprovecharlas antes de que acabe el primer ciclo de desarrollo,



Figura 6.3. Finalizado el primer ciclo, las gramíneas plurianuales inician un nuevo ciclo de vegetación, aunque las condiciones resulten desfavorables.

ya sea segándolas o bien haciendo que sean pastadas. Como consecuencia de ello, las plantas rebrotan y empiezan un nuevo ciclo.

En general, el segundo ciclo no es completo porque la planta permanece en estado vegetativo, sin llegar al período reproductivo, con excepción del raigrás italiano y los bromos entre las gramíneas cultivadas en nuestras condiciones.

Una gramínea que esté desarrollando su primer ciclo de vegetación puede ser cortada, obviamente, en cualquiera de sus diversos estadios de desarrollo. A efectos de distinguir la forma de rebrotar y las características del propio rebrote parece oportuno diferenciar el momento en que se realiza el aprovechamiento: a) durante el período vegetativo (apartado 6.1.2), o bien, b) durante el período reproductivo (apartado 6.2.2).

A partir del segundo aprovechamiento, las gramíneas brotarán siguiendo el mismo esquema que cuando son cortadas durante el período vegetativo, puesto que, tal como se acaba de indicar, permanecen en estadio de hoja durante el resto del año.



Figura 6.4. Dactilo en el momento de rebrotar después del primer corte.

6.1.2. Rebrote de una gramínea cortada durante el período vegetativo

Durante el período vegetativo el ápex se encuentra a ras de suelo y, por lo tanto, no es afectado por el corte de la planta. Las hojas evolucionan tal como se indica en la figura 6.5.

1. Las *hojas adultas* (1, 2 y 3) morirán, tanto si son segadas como si no lo son, ya que la vida de una hoja es de duración limitada.
2. Las *hojas en pleno crecimiento* (4 y 5), tras ser cortadas, acabarán su crecimiento y después morirán.
3. Las *hojas que se encuentren en estado de primordios* serán las que reemplazarán a las anteriores, y sobre ellas se sustentará el ren-

dimiento de la pradera en el próximo corte: a las 6 semanas de crecimiento activo, la pradera alcanzará nuevamente un estado semejante al que tenía antes de ser cortada.

Cuando un cultivo de gramíneas es sometido a defoliación, las plantas sufren una serie de cambios morfológicos que afectan a la longitud de las hojas y las vainas, a la importancia de la pérdida de tejidos por muerte de las hojas y al número y disposición de los hijuelos presentes.

La longitud de las nuevas hojas y su ritmo de aparición son influidos en gran medida por la longitud de las vainas a través de las cuales emergen (apartado 3.2.2), que se relaciona con la altura de defoliación (apartado 6.2.3). Si al cortar el prado se ha eliminado la parte superior de las vainas, las nuevas hojas serán más cortas y aparecerán más

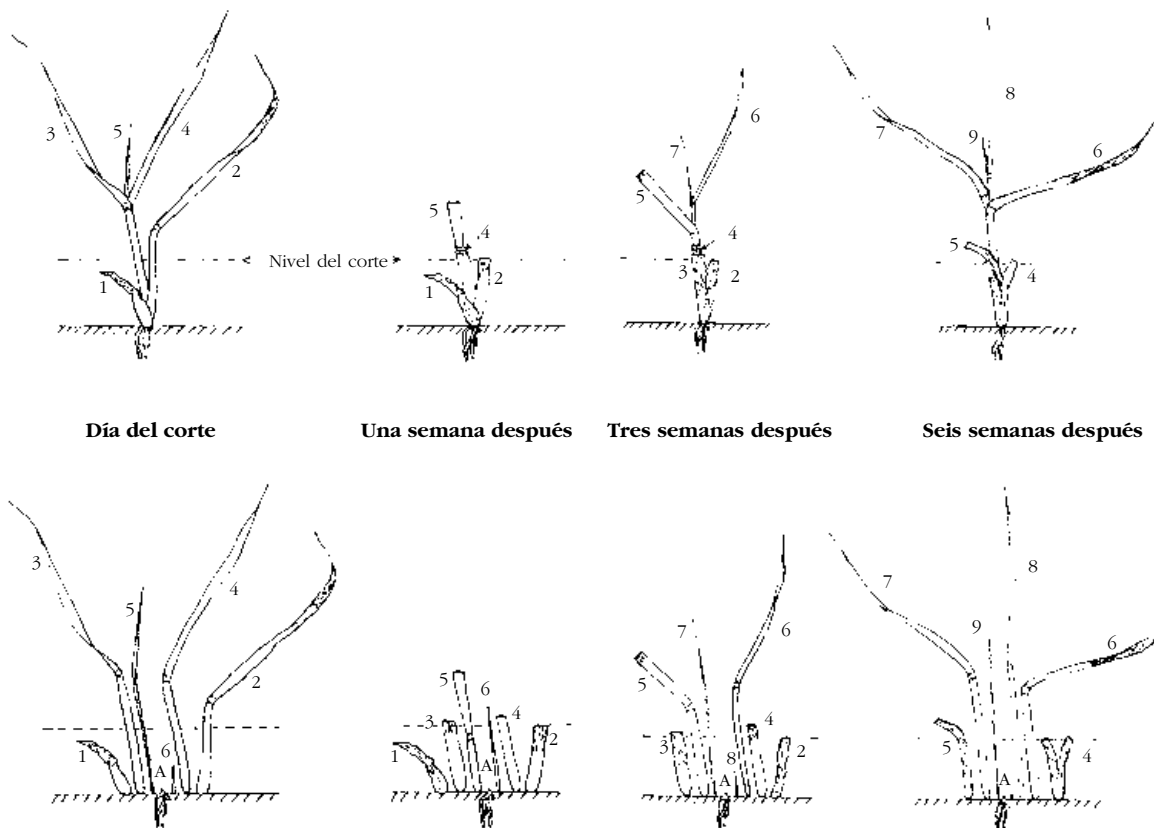


Figura 6.5. Rebrote de una gramínea cortada durante el período vegetativo. A, ápex; 1,2,... 9, hojas correlativas (adaptada de GILLET, 1980).

rápidamente; si, por el contrario, las vainas han quedado intactas después del corte, las hojas subsiguientes serán más largas y aparecerán más lentamente.

Cuando la defoliación es laxa, las primeras hojas brotan cerca del nivel del corte y al morir obligan a las nuevas hojas a desplazarse hacia arriba; se favorece, también, la extensión de los entrenudos basales, que pueden arrastrar hacia arriba a algunos hijuelos, y se acumulan vainas y hojas muertas, las cuales, por su parte, impiden que la luz penetre hasta la base de los tallos, con lo que se limita la formación de hijuelos. Por ello, el rastrojo de los prados segados altos se caracteriza por carencia de hojas, escaso número de hijuelos y acumulación de vainas muertas.

Por el contrario, cuando los cortes se dan a ras de suelo, se aumenta el número de hijuelos, las hojas y las vainas son más cortas y no aparecen hojas muertas.

Los prados explotados según la técnica del *pastoreo continuo intensivo* constituyen un ejemplo de aprovechamiento durante el período vegetativo. La intensidad y la frecuencia de explotación impiden que el prado alcance el período reproductivo, con las repercusiones que ello comporta sobre el ritmo de producción de la planta (apartado 6.2.3).

Este sistema de explotación implica, a su vez, una importante modificación de la morfología del prado en comparación con el sistema de aprovechamientos rotacionales. En efecto, mientras los prados aprovechados intensivamente se mantienen continuamente verdes, un prado explotado por cortes intermitentes recién segado aparece desgarnecido (figura 6.7). Ello se debe al hecho de que, según puede comprobarse, después de cierto tiempo de someter a una gramínea a siegas frecuentes, su estructura experimenta un cambio: aumenta el número de hijuelos y éstos se hacen más pequeños y de porte más extendido, en consecuencia con lo que se ha dicho en los párrafos anteriores. De acuerdo con la ley de los $-3/2$ (figura 3.25), la productividad disminuye con respecto a la obtenida por el sistema de siega (Hazard, 1996).

El cambio de estructura de la planta repercutirá en su fisiología y favorecerá una mayor rapidez del rebrote, en contraposición a lo que sucede en el sistema tradicional, en que la curva de pro-

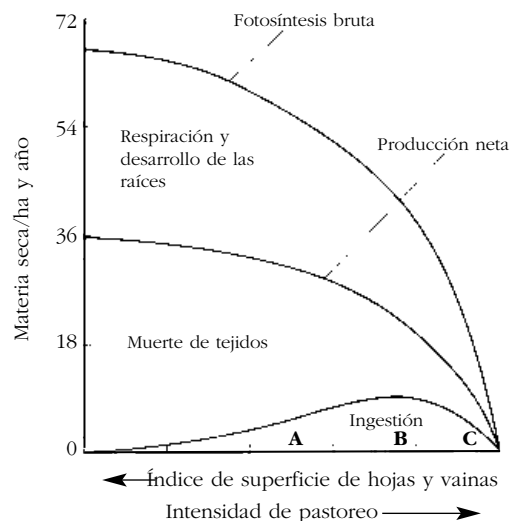


Figura 6.6. Efecto de la intensidad del pastoreo continuo sobre el balance entre fotosíntesis bruta, producción bruta de MS, muerte de hojas e ingestión de forraje (PARSONS, 1988).

ducción está representada por la característica sigmoidea (figura 3.29).

La producción de materia seca del rebrote, según se ha descrito en el apartado 3.4.1, resulta del balance entre la fotosíntesis neta y la muerte de hojas. Cuando un prado es aprovechado intensivamente de una manera continua, disminuye su superficie foliar y, en consecuencia, decrecen tanto la producción bruta como las pérdidas por respiración, pero sobre todo se registra una importante disminución de las pérdidas por hojas muertas, de modo que el balance o producción neta puede ser más positivo (figura 6.6). Así, en el punto B de dicha figura el rendimiento puede alcanzar las 10 t MS/ha, muy superior al del punto A (4 t MS/ha), con menor intensidad de pastoreo, ya que aunque la producción bruta sea muy superior (unos 30 t MS/ha), las pérdidas son mucho mayores (26 t MS/ha). Si la intensidad de pastoreo es muy elevada (punto C de la referida curva) con una superficie foliar muy reducida, tanto la producción como la ingestión de hierba son reducidas y se llega a una situación de sobrepastoreo.

La conservación de un *césped* (con siegas muy frecuentes y severas) puede considerarse



Figura 6.7. El rastrojo de un prado de dactilo aparece desguarnecido, con falta de hojas, pocos hijuelos y acumulación de vainas muertas.

otro caso particular de defoliación durante el período vegetativo. Si bien en este caso se pretenden unos objetivos distintos a los del pastoreo continuo intensivo, la consecuencia es en ambos la misma: transformación de la estructura de la planta, que posibilita el mantenimiento de una superficie continuamente verde (figura 6.8).

Otro ejemplo de aprovechamiento durante este período lo constituye el de los *cereales de invierno* pastados en la estación fría, práctica ampliamente extendida en el mundo. Después de cortados, los cereales vuelven a brotar y pueden desarrollar con normalidad una posterior cosecha de grano.

Hay que tener en cuenta que los cereales, como las gramíneas pratenses, producen más hojas e hijuelos de los que necesitan para obtener la máxima producción de grano. Por otra parte, se ha demostrado que es posible aprovechar por pastoreo una parte del tejido vegetal sin que se penalice el rendimiento de grano. Se ha conside-

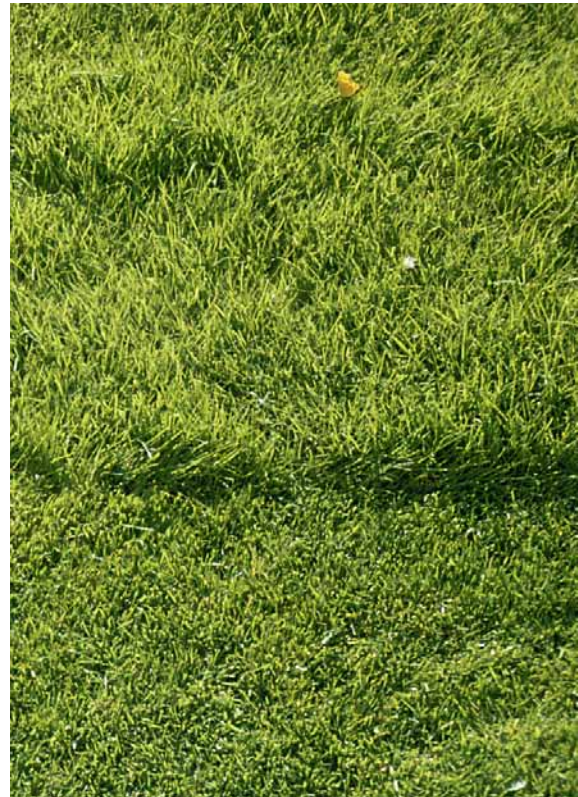


Figura 6.8. El césped, después de segado, sigue apareciendo verde, porque sus plantas tienen una estructura distinta a las del prado tradicional.

rado que los animales podían utilizar los tejidos que de otra manera también morirían.

No obstante, no existe acuerdo general sobre los beneficios o los perjuicios que puede ocasionar el pastoreo invernal sobre la producción de grano. Entre las numerosas experiencias realizadas en todo el mundo sobre esta práctica agronómica es posible encontrar ejemplos en los que el pastoreo resulta beneficioso (como cuando se reduce el encamado, por ejemplo), otros en que dicha práctica no tiene consecuencias (si hay fertilidad suficiente y el pastoreo no es muy severo) y, finalmente, otros en que se reduce en menor o mayor medida la producción de grano. En trigo, se ha observado que los cultivares semienanos son más sensibles al pastoreo que los cultivares de tallo alto (Redmon y colaboradores, 1995).

En cualquier caso, para limitar las pérdidas en la producción de grano, el ganado debe abandonar el cultivo antes de que se inicie el encamado.

6.1.3. Rebrote de una gramínea cortada durante el período reproductivo

Tal como se ha indicado anteriormente (apartado 4.1.2), durante el período reproductivo el ápex se transforma en inflorescencia e inicia su ascenso por el interior de la vaina.

Investigadores franceses han definido un estadio *espiga a 10 cm*, en el cual las inflorescencias del cultivo, todavía en el interior de las vainas, alcanzan una altura media de 10 cm sobre el suelo. Se supone que si se efectúa un corte a partir de este momento, se segarán los ápices o espigas en crecimiento y que, en cambio, si el corte se realiza con anterioridad a dicho estadio, no se eliminan los ápices reproductivos.

Aprovechamiento durante el período reproductivo sin eliminación del ápex

Si el ápice no es eliminado por encontrarse por debajo del nivel de corte (figura 6.9), la plan-

ta continuará encañando y en su momento espigará.

El cultivo reaccionará de distinta forma según el número de hojas que permanezcan junto al ápice. En caso extremo pueden aparecer tallos sin hojas, los cuales incluso pueden llegar a morir, según las especies. Pero en general:

- se retrasará el momento del espigado,
- los tallos serán más cortos,
- habrá menos hijuelos espigados y más hijuelos hojosos,
- la producción de materia seca del corte siguiente será inferior, pero su calidad aumentará sensiblemente, en comparación con la de un corte efectuado en el espigado.

Aprovechamiento durante el período reproductivo con eliminación del ápex

En este caso el tallo y las hojas que lo acompañan (tanto si están desarrolladas como si están en estado de primordio) desaparecerán (figura 6.10).

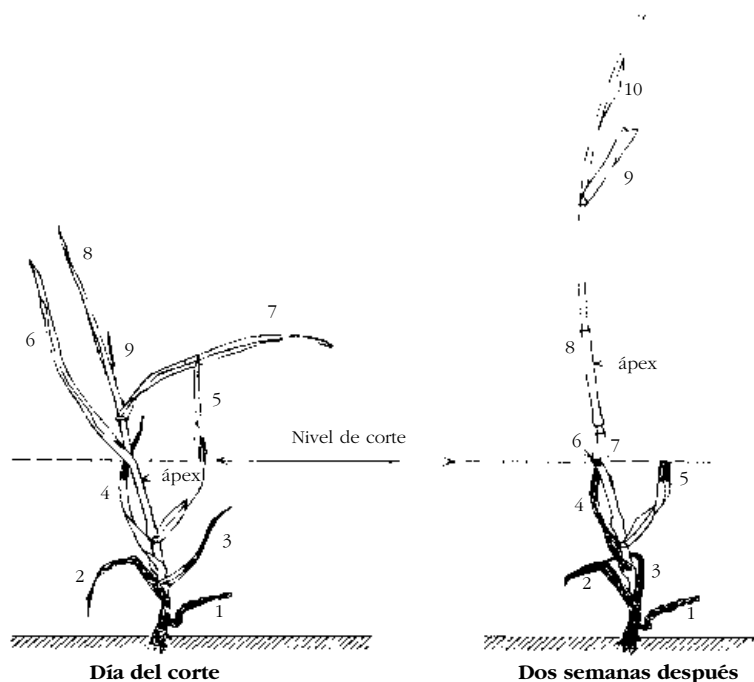


Figura 6.9. Rebrote de una gramínea cortada durante el período reproductivo sin eliminar el ápex (adaptada de GILLET, 1980).

El crecimiento de la hierba se iniciará a partir de los hijuelos no decapitados y de las yemas basales que hasta este momento se encontraban inhibidas y que se convertirán en nuevos hijuelos. El rebrote será más lento que en el caso anterior y podrá producirse en dos oleadas sucesivas: en primer lugar, los hijuelos que se encontraban ya formados y, posteriormente, los hijuelos procedentes de las yemas basales antes inhibidas.

La defoliación de un prado durante el encañado suele provocar una inhibición duradera del desarrollo de nuevos brotes, con lo cual toda la producción subsiguiente puede quedar modificada y, con frecuencia, muy perjudicada respecto a lo que sucede si se corta durante el período vegetativo.

El momento en que se efectúa el corte es básico para caracterizar el tipo de rebrote, ya que se pueden decapitar más o menos tallos. El número de inflorescencias del rebrote será tanto menor cuanto más tarde se haya efectuado el corte (y, por tanto, mayor haya sido el número de ápices eliminados, según se indica, con carácter general, en la figura 6.11), aunque, a este respecto, se presentan diferencias de comportamiento entre especies y cultivares (apartado 6.2.4).

La producción de materia seca del rebrote será tanto menor cuanto más tarde se efectúe el primer

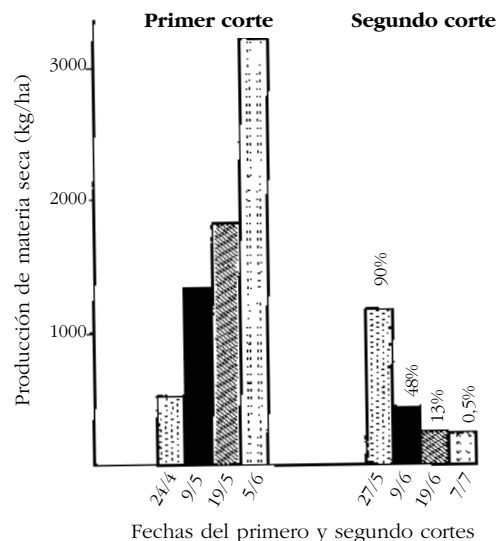


Figura 6.11. Producción de materia seca de un cultivar de fleo en el primer y segundo cortes, según el momento de la siega. Los porcentajes situados sobre el histograma del segundo corte corresponden a los hijuelos espigados durante el mismo (DAVIES, 1988).

corte; en cambio, la producción conjunta de ambos cortes, será tanto más elevada cuanto mejor pueda desarrollarse el primer corte (figura 6.11).

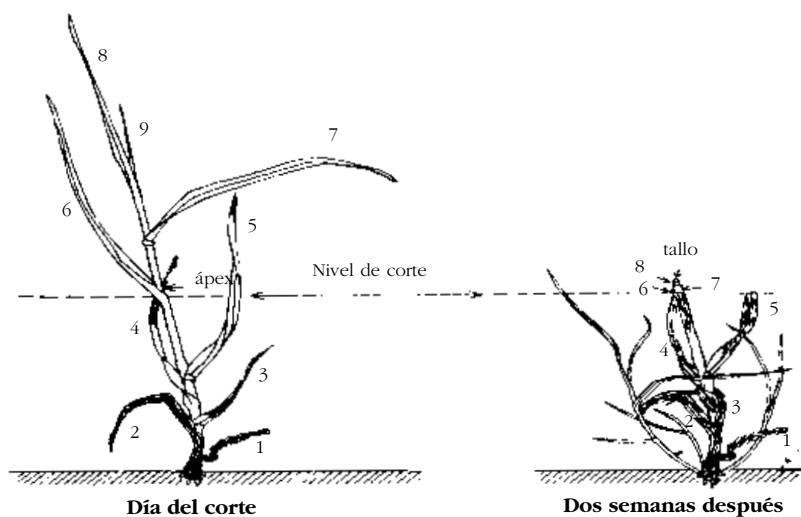


Figura 6.10. Rebrote de una gramínea cortada durante el período reproductivo eliminando el ápex (adaptada de GILLET, 1980).

6.2. Factores

Dejando a parte los efectos debidos al estadio de desarrollo y al hecho de eliminar o no el ápex en el momento del corte, ya destacados en el apartado 6.1, la respuesta de la planta a la defoliación en un momento determinado depende, en gran medida, de las *características del rastrojo*, es decir, de la superficie que reste disponible para la función fotosintética y de las reservas utilizables para regenerar nuevo tejido fotosintético.

Al mismo tiempo, aquella respuesta está condicionada por otros factores: los relacionados con el *medio* (temperatura, agua y nutrientes), con el *manejo* a que se somete el prado (altura de corte, frecuencia entre cortes y efecto del animal, si se pasta) y con las características de la propia *planta*.

6.2.1. Características del rastrojo

Si, después del corte, queda suficiente *superficie foliar* para permitir que la función fotosintética haga frente a las necesidades de la planta para respirar, ésta empezará a acumular materia seca inmediatamente, a un ritmo que dependerá de la importancia del índice de superficie foliar (LAI) del rastrojo, según se pone de manifiesto en la figura 6.12, hasta llegar a un ritmo de crecimiento sostenido. Hay que precisar, a este res-

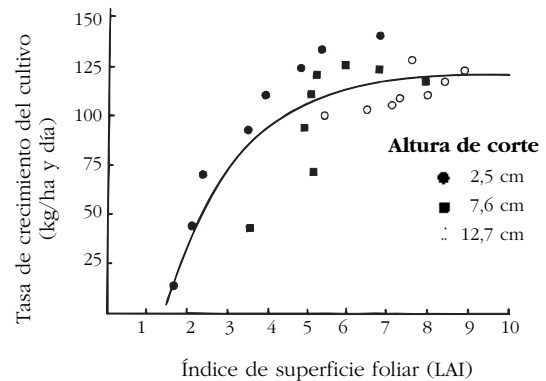


Figura 6.12. Relación entre el índice de superficie foliar (LAI) y la tasa de crecimiento en un prado de raigrás, en primavera, segado a diferentes alturas (según BROUGHAM, 1956 en DAVIES, 1988).

pecto, que la eficiencia de la superficie fotosintética puede variar, ya que, en general, las hojas jóvenes son más eficientes que las viejas, y las vainas son mucho menos eficientes que las hojas.

Cuando el tejido fotosintético es insuficiente para atender a las necesidades de la planta, ésta deberá utilizar sus reservas, y perderá peso, durante más o menos tiempo, hasta recuperar el tejido fotosintético suficiente que le permita un crecimiento continuado.

El *nivel de reservas* de la planta (acumuladas en la parte baja de la misma) influye directa-

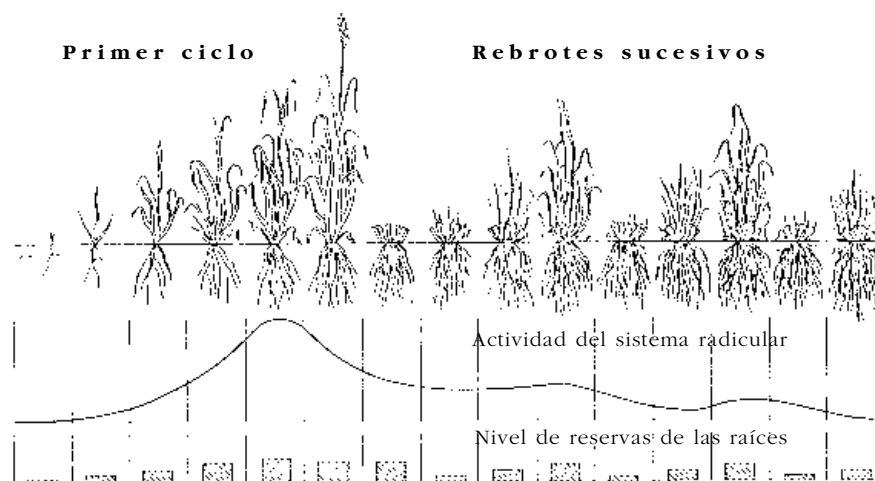


Figura 6.13. Representación de la evolución de la actividad del sistema radicular y del nivel de reservas de las raíces en una gramínea sometida a sucesivos cortes (adaptada de GNIS, 1972).

mente en la rapidez del rebrote. De hecho, se ha constatado que, en los primeros días después del corte, ejerce mayor influencia sobre la rapidez de rebrote que la propia superficie foliar.

No se ha podido demostrar que las raíces, en las gramíneas no rizomatosas, suministren carbono a los brotes después de una defoliación, a pesar de haberse supuesto así. Por el contrario, la respiración de las raíces constituye uno de los mayores inconvenientes para la economía del carbono después de la defoliación, ya que se establece una competencia entre el rebrote y la actividad del sistema radicular. De hecho, la defoliación detiene el crecimiento de las raíces, con lo cual se limita la actividad del sistema radicular y la absorción de minerales. Las raíces continúan perdiendo peso incluso después de que la parte aérea haya empezado a recuperarse (figura 6.13).

No obstante, hay que señalar que la actividad del sistema radicular puede resultar favorecida por aprovechamientos realizados antes del espigado (con tal de que la planta haya acumulado suficientes reservas antes del corte). En efecto, si bien desaparecen las raíces ligadas a los hijuelos decapitados, se provoca la aparición de nuevas raíces, asociadas a los nuevos hijuelos.

Resulta difícil establecer si las reservas de carbohidratos son más o menos importantes para el rebrote que la superficie foliar que queda después del corte. En algunos estudios se ha comprobado que si se deja mucha superficie foliar la reserva de carbohidratos no contribuye a incrementar la rapidez del rebrote. Pero si las plantas han sido defoliadas muy severamente las reservas pueden compensar y promover el crecimiento (Simpson y Culvenor, 1987).

6.2.2. Factores del medio

De un modo general, los factores del medio son los responsables de que la producción de un prado de gramíneas varíe a lo largo del año (apartado 3.4.2). En nuestras condiciones, los factores limitantes de la producción de los rebrotes, en gramíneas de tipo atlántico, son la disponibilidad hídrica y la cantidad de nitrógeno asimilable existente en el suelo.

También es destacable el efecto de la temperatura, que resulta limitante para la producción

estival de las mencionadas especies, pero que coadyuva a la obtención de elevados rendimientos en sorgo forrajero; ello pone de manifiesto la distinta respuesta de cada grupo de gramíneas a este factor del medio (figura 3.33).

Ya se ha señalado el efecto determinante de la humedad del suelo sobre la producción estival y otoñal de los prados de las gramíneas (figura 3.34). La sequía se manifiesta directamente sobre el corte en curso, pero también puede tener un efecto sobre los cortes siguientes, ya que puede provocar la muerte de hijuelos. Cabe destacar que en condiciones de sequía mueren muchos más hijuelos vegetativos como consecuencia de la defoliación si el prado está en período reproductivo que en período vegetativo.

La temperatura y la humedad (es decir, el calor y la sequía) permiten explicar el carácter bimodal de la distribución del crecimiento en las gramíneas tipo C₃ (figura 3.32). No obstante, a base de riegos abundantes y de masivos abonados nitrogenados (entre 1.000 y 2.000 kg/ha y año) fue posible disminuir las depresiones de producción clásicas y pasar de una distribución bimodal a otra multimodal de tasa de producción bastante mantenida (figura 6.14).

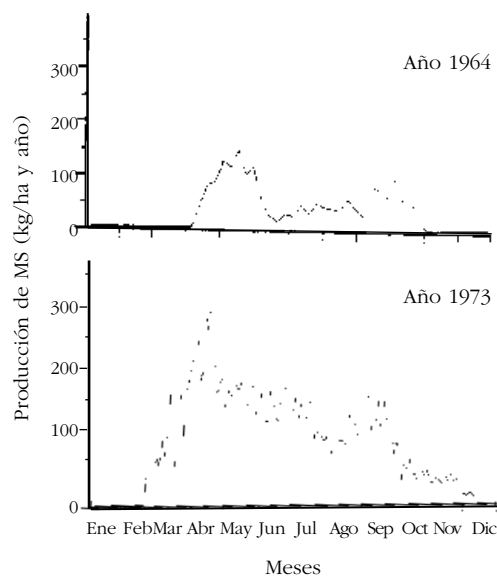


Figura 6.14. Perfiles de producción de Festuca elatior sometida a siegas cada 3 semanas, con riegos abundantes y distinta aportación de abonado nitrogenado: en el año 1964, 100 kg/ha; en 1973, hasta 2.000 kg/ha (adaptada de CABALLERO y col., 1977).

6.2.3. Efecto del manejo

Un prado puede aprovecharse según diversos sistemas, los cuales se caracterizan por la utilización opcional de ganado (pastoreo o siega) y por la concreción de dos parámetros: altura de corte (con siegas o pastoreos más o menos severos) y frecuencia entre dos aprovechamientos (pastoreo continuo o pastoreo/siega rotacionales).

El *ganado* influye sobre el césped de diversas maneras:

1. Por efecto de las *excreciones*: orina y boñigas. Las excreciones aportan minerales al prado, pero también provocan rechazo del forraje localizado en las superficies cubiertas por las mismas. Las boñigas constituyen la principal causa de rechazo, en vacas, con niveles de hasta el 25% de la superficie pastada. En ovejas es mucho menor. Al aumentar la carga, disminuye la importancia del rechazo y en pastoreo continuo intensivo apenas se observan superficies rehusadas, si la hierba se mantiene a menos de 5 cm de altura.
2. Por *pisoteo*. Puede suponer niveles de pérdidas del 10%, aunque varían según las circunstancias (máximas cuando la fertilidad es elevada o cuando el prado está húmedo). El ganado vacuno ocasiona mayores pérdidas que el ovino. En algunas circunstancias el pisoteo puede resultar beneficioso para el prado, al favorecer la aparición de hijuelos basales.
- 3) Por *selección de plantas* o de parte de ellas: hojas en vez de tallos, las partes más tiernas frente a las más viejas, rehusando las hojas muertas, eligiendo, en definitiva, las partes más digestibles. Si aumenta la presión de pastoreo, disminuye la selección. El vacuno es menos selectivo que el ovino.

La *altura de corte* o de aprovechamiento afecta a la ubicación de los tallos que han de rebrotar. Una siega muy severa da lugar al desarrollo de yemas situadas en la base del tallo o en los rizomas, mientras que siegas a mayor altura sobre el suelo permiten que evolucionen las yemas auxiliares situadas en los mismos tallos e impiden el rebrote de las yemas situadas más abajo.

Por otra parte, una altura de corte elevada

deja un rastrojo con mayor índice de superficie foliar y, de acuerdo con la figura 6.12, se puede esperar que dé mayor producción de forraje. No obstante, numerosos autores han observado que se obtienen mayores producciones con siegas más severas. Ello se explica porque, en este último caso, se produce un cambio en la estructura de hojas e hijuelos y en la tasa de mortandad de los mismos (apartado 6.1.2).

Una defoliación laxa permite, en efecto, un crecimiento más rápido de la masa forrajera, pero aumenta igualmente las pérdidas por hojas muertas (curva 5 de la figura 6.15). Por otra parte, se reduce el número de hijuelos e incluso se pueden formar hijuelos aéreos, que son mucho más vulnerables. A largo plazo, la reducción del número de hijuelos y el incremento del peso de hojas verdes se compensan, de modo que la masa verde producida es la misma para un amplio rango de alturas de corte.

Sin embargo, conviene destacar que la severidad de los cortes afecta tanto a la productividad del prado como a la ingestión de hierba por el ganado (capítulo 10). Tal como se destaca en la

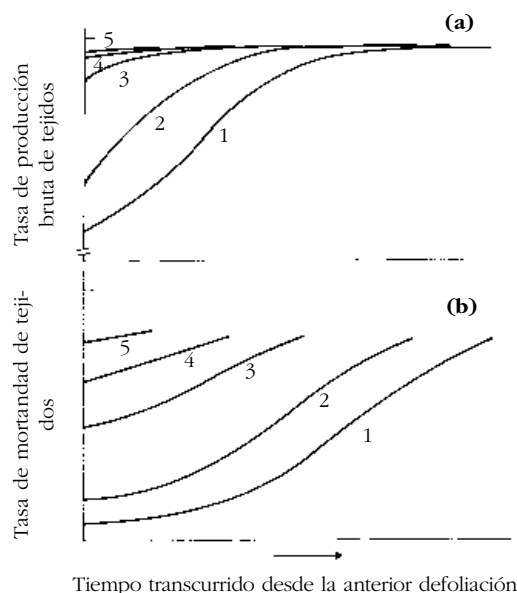


Figura 6.15. Efecto de cinco alturas de corte distintas (1, más severa; 5, más laxa) sobre la tasa de producción bruta (a) y la tasa de mortandad de hojas (b), a lo largo del tiempo (adaptada de ROBSON y col., 1989).



Figura 6.16. Ovejas de raza rípollesa pastando un prado sembrado de festuca.

figura 6.17, en prados pastados manteniendo un índice de área foliar igual a 3 el ganado ingiere tan sólo un 23% de la producción disponible, mientras que los prados pastados más severamente (índice de área foliar 1) dan menor producción bruta pero el ganado que los pasta ingiere más kilogramos de materia orgánica.

Para pastoreo con ovejas se ha sugerido que las alturas óptimas del cubierto vegetal para conseguir una ingestión por cabeza y una ingestión por hectárea máximas estarían entre los 3 y 6 cm (en condiciones del Reino Unido). En vacas lecheras, la producción por animal aumenta hasta que el prado alcanza 9 cm de altura. No obstante, es de destacar que en la práctica exis-

ten muchas dificultades para conseguir estas alturas del prado óptimas (Wilkins, 1995).

También hay que señalar que alturas de corte inferiores a los 2,5 cm pueden resultar perjudiciales para el prado, especialmente en situaciones de sequía.

Por lo que se refiere a la *frecuencia de cortes*, en aprovechamientos rotacionales hay que tener en cuenta que para obtener la máxima producción debe permitirse que la cubierta vegetal alcance su techo productivo: cualquier corte dado con anterioridad a este momento limita la producción, porque se alarga proporcionalmente el período en que ésta es mínima.

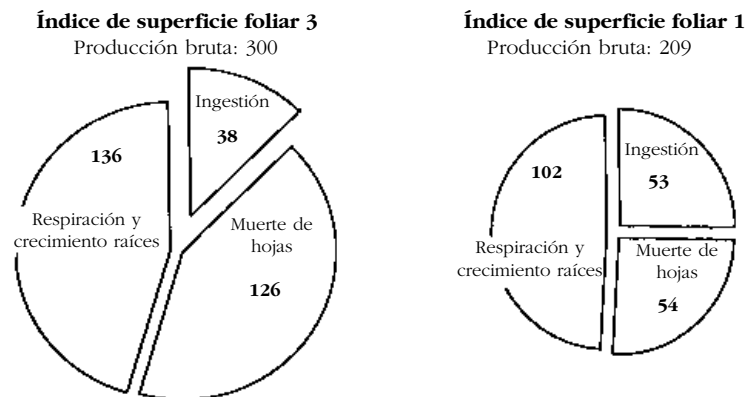


Figura 6.17. Distribución de la energía bruta acumulada en prados sometidos a pastoreo continuo con dos alturas distintas: manteniendo índices de área foliar 3 ó 1 (unidades en kg CH₂O/ha y día), según PARSONS y COL., 1983 (WILKINS, 1995).

Cuanto más severo haya sido el aprovechamiento, más largo es el plazo necesario para alcanzar el techo de producción (comparación entre los supuestos 1 y 5 de la figura 6.15). No obstante, es complejo definir el momento exacto para un aprovechamiento óptimo.

En otro sentido, hay que señalar que frecuencias de corte elevadas, unidas a siegas severas, pueden perjudicar no tan sólo el rendimiento sino también la persistencia del prado (tabla 6.1), porque la planta no tiene tiempo de recuperar sus reservas, necesarias para el rebrote (apartado 6.2.1).

Para alcanzar la máxima producción por hectárea una defoliación severa tiene que ser combinada con un período de rebrote largo y una defoliación somera con un breve período de rebrote (para evitar la senescencia). Dado que las hojas jóvenes son más eficientes fotosintéticamente, el manejo que implique severas defoliaciones probablemente es más productivo, según Parsons (Fales y col., 1996).

6.2.4. Efecto de la especie

Además del distinto ritmo de crecimiento de las gramíneas tipo C₃ y tipo C₄ y del efecto de la temperatura sobre las de la zona templada, las subtropicales y las tropicales (apartado 3.4.2), en las gramíneas pratenses de tipo atlántico se registra distinto comportamiento, durante el verano y el otoño, según la especie: el dactilo resulta más productivo durante el verano que la festuca y ésta más que los raigrases; en otoño, la festuca suele producir ligeramente más que las restantes especies.

Una gran ventaja que tienen las gramíneas de clima templado sobre las tropicales es su mayor proporción de hojas sobre tallos (Burns y Bagely, 1996).

La reacción a la *altura de corte* puede variar según la especie, e incluso según el cultivar. Por ejemplo, un cultivar de raigrás inglés, con hojas largas, reaccionó algo mejor a un corte dado a 10 cm que a uno de 2,5 cm de altura, mientras que un segundo cultivar, de hojas cortas, lo hizo mucho mejor al corte de 2,5 cm que al dado a 10 cm.

Tabla 6.1
Respuesta de diferentes especies de gramíneas pratenses a la frecuencia de cortes, dados cada 15 días a 2 cm de altura (DAVIES, 1988).

Especie	Rebrote 5° corte (% sobre 1° corte)	Muertes después 11° corte (%)
Raigrás italiano	12	70
Raigrás inglés	22	45
Festuca elevada	36	16
Fleo de los prados	42	31
Dactilo	43	4

Se ha comprobado que las distintas especies de gramíneas de tipo atlántico reaccionan de distinto modo a la *frecuencia de siegas*. Así, comparando cinco especies segadas cada 5 días a una altura de 2 cm sobre el suelo (tabla 6.1), la reducción de la producción de los rebrotes, expresada en porcentaje de la producción del 5° corte respecto del 1°, fue muy superior en raigrás italiano que en dactilo y fleo; por otra parte, el dactilo soportó mucho mejor (menor porcentaje de muertes) este régimen de cortes que las restantes especies, sobre todo que el raigrás italiano. Por el contrario, cuando el intervalo de cortes se alarga, los raigrases, especialmente el italiano, son las especies más productivas.

También se manifiestan considerables diferencias entre especies, e incluso entre variedades de la misma especie, en el *porcentaje de hijuelos espigados* después de un corte dado durante el período reproductivo. Aunque la mayor parte de las especies tiende a desarrollar tan sólo hijuelos herbáceos a partir del segundo ciclo, algunas de ellas (*Lolium multiflorum*, algunos bromos, *Chloris gayana*, etc.) desarrollan sucesivos ciclos completos. En dactilo, por su parte, se presentan claras diferencias entre variedades respecto al porcentaje de hijuelos que «re-espigan».

Finalmente, se han registrado diferencias entre especies en cuanto a su *resistencia al pisoteo*. A este respecto, la festuca elevada es la especie más resistente, mientras que los raigrases lo soportan mejor que el dactilo y el fleo.

6.3. Consecuencias agronómicas

El aprovechamiento forrajero de las gramíneas (principal utilización de las plurianuales) debería realizarse teniendo en cuenta un conjunto de aspectos que cabe resumir en los tres siguientes:

1. La calidad de la hierba y su evolución.
2. La producción global del prado.
3. El destino del forraje y la demanda del mismo que, en un momento dado, pueda presentarse en una explotación.

Las consecuencias agronómicas que se destacan a continuación se centran en los efectos de la explotación de las gramíneas en relación con la producción global de un prado y con la posterior producción de grano, en el caso de los cereales de invierno. La evolución del valor alimenticio de la hierba será considerada en capítulos sucesivos y los aspectos de utilización de los forrajes en una determinada explotación deberían ser objeto de análisis concretos, que no serán abordados en esta publicación.

Dado que en capítulos anteriores ya se han destacado algunas características agronómicas relacionadas con la producción de hierba, ahora se hará de nuevo referencia a ellas para tratar de dar una visión global.

1^a Por lo que se refiere a la **utilización de especies**, en nuestras condiciones, las gramíneas tipo C₃ parecen ser las más interesantes (apartado 3.4.3), aunque conviene subrayar que el sorgo y el maíz permiten alcanzar elevados niveles productivos si disponen de agua suficiente.

En gramíneas pratenses puede convenir utilizar diversas precocidades (a nivel de especie y/o cultivar) para poder explotarlas más oportunamente (apartado 4.4.2).

Entre las especies disponibles (raigrás italiano, raigrás inglés, dactilo, festuca elevada, fleo, *Bromus sp.* o *Phalaris aquatica*, figura 6.18) puede encontrarse la más adecuada para una situación concreta.

2^a Para obtener la **producción óptima** en un prado de gramíneas pratenses, se recomienda dar el primer corte en el espigado (apar-



Figura 6.18. La especie *Phalaris aquatica* es una de las que mejor se adaptan a nuestro ritmo climático de inviernos suaves y relativamente húmedos.

tado 4.4.2), aunque la producción de MS /ha pueda ser superior en la floración. En ningún caso debería llegarse al final del primer ciclo (apartado 5.4.2).

No obstante, sacrificar producción adelantando el primer corte puede presentar una doble ventaja: incrementar la calidad del forraje y lograr un mejor reparto de la producción anual de hierba, próximo a la situación de la figura 6.19, siempre que las condiciones de humedad posteriores al primer corte sean favorables.

3^a Aunque la **curva de producción anual** de una gramínea pratense, con dos picos productivos (apartado 3.4.2), puede ser modificada al someterla a riegos y abonados abundantes, no parece oportuno forzar de este modo la producción durante el verano a causa de la limitación de las temperaturas (apartado 3.4.3).

En cambio, el sistema de aprovechamiento del prado (siega o pastoreo continuo) modi-

fica considerablemente dicha curva: el pico de producción primaveral, propio de una explotación por cortes, es rebajado en pastoreo continuo, porque se impide el desarrollo del período reproductivo y, como consecuencia, se suaviza la caída de producción durante el verano (figura 6.19).

4^a Cuando un prado se aprovecha por la modalidad de **pastoreo continuo** deben seguirse unas normas bastantes precisas en el manejo del mismo, ya que con un pequeño cambio en la cubierta vegetal, que puede pasar inadvertido, el nivel de ingestión y de producción del ganado puede variar.

El mejor indicador del rendimiento del prado y del consumo del animal es el *índice de superficie foliar*. Se ha establecido que la máxima producción, con este sistema de manejo, se obtiene manteniendo la altura del prado entre 4 y 6 cm si es pastado por ovejas y entre 5 y 8 cm si lo es por vacas. Para ello hay que variar necesariamente la superficie ofrecida en pastoreo a lo largo del año, a causa de la variación estacional de la producción de hierba.

5^a Cuando un prado se explota por siega resulta atractivo hablar de un momento óptimo para realizar el primer corte, pero en la práctica es muy difícil segararlo en dicho momento. Y cuando la pradera se aprovecha por pastoreo, carece de sentido hablar de momento óptimo de aprovechamiento. Por ello, investigadores franceses proponen rechazar el concepto «momento óptimo de aprovecha-

miento» y dar paso al de **período aconsejable para aprovechamiento del prado**, definido por dos límites (figura 6.20):

1. El *límite inferior*, que depende del nivel de rendimiento y del porte de la especie (o cultivar), ya que no puede pastarse un prado cuando no ha alcanzado una altura mínima ni es conveniente recogerlo si no tiene una producción mínima.
2. El *límite superior*, que depende de la cantidad de hierba presente o de la altura de la misma, de modo que pueda pastarse sin que se produzcan desperdicios, y también de su calidad (especie y estadio), de modo que el ganado la aproveche correctamente, tanto en pastoreo como en siega.

6^a El **abonado nitrogenado**, que modifica la curva de crecimiento de la hierba (apartado 3.4.2), ejerce una influencia considerable sobre el período aconsejable para aprovechamiento del prado (figura 6.20). En efecto, por una parte, al aumentar la dosis de abonado nitrogenado se adelanta el tiempo en que se alcanza el límite inferior y, por lo tanto, el prado podrá ser aprovechado antes; por otra parte, el mismo abonado puede también adelantar la consecución del límite superior (cuantitativo).

Ello significa que hay que aprovechar antes los prados mejor abonados, de lo contrario se incrementarán las pérdidas. Si se tiene en cuenta este factor, no tan sólo podrá conseguirse una mayor cantidad de hierba, sino también mayor calidad de la misma, ya que ésta se explotará en un estadio más precoz.

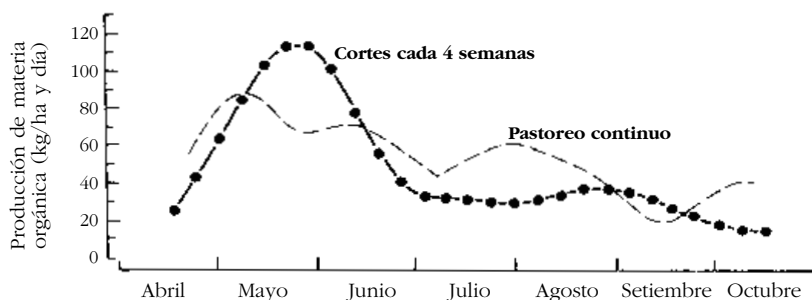


Figura 6.19. Pauta de desarrollo estacional de las gramíneas pratenses, según el sistema de explotación: cortes cada 4 semanas o bien pastoreo continuo (ROBSON y col., 1989).

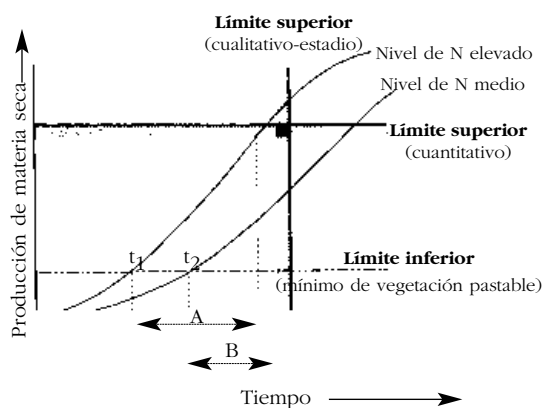


Figura 6.20. Efecto del abonado nitrogenado sobre la velocidad de crecimiento de la hierba y posibilidad del pastoreo. A y B son periodos de posible pastoreo; t_1 y t_2 momentos posibles de inicio de pastoreo (LEMAIRE y SALETTE, 1981).

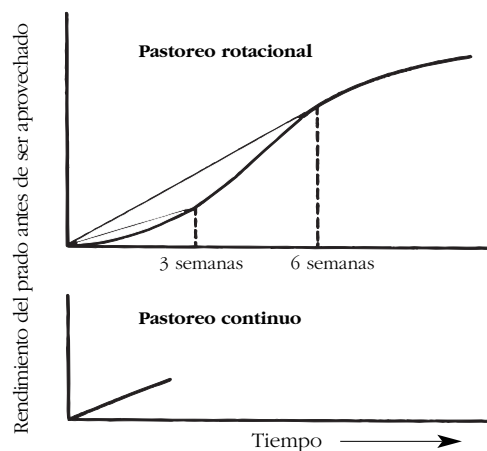


Figura 6.21. Evolución del rendimiento de un prado de gramíneas según el sistema de pastoreo a que es sometido (GILLET, 1981).

7^a Una **altura de corte** situada entre 5 y 8 cm parece ser la adecuada para satisfacer, al mismo tiempo, las necesidades del rebrote y las necesidades de producción: no hay que dejar demasiada hierba sobre el campo y la altura del rastrojo no debe impedir el acceso de la luz a las yemas basales.

8^a Si se aprovecha el prado por **pastoreo rotacional**, los aprovechamientos han de ser más frecuentes (entre 14 y 21 días) que los que se consideran óptimos para una explotación por siega, para limitar la aparición de tallos reproductivos, que el ganado consume mal.

9^a Es opinión generalizada que, si se explota un prado de gramíneas con excesiva **frecuencia**, las reservas de las plantas quedan agotadas y éstas se debilitan, con lo que disminuye su persistencia y productividad (tal como sucede con los alfalfares). No obstante, se puede comprobar que, cuando una gramínea se siega frecuentemente, reacciona cambiando su estructura y manteniéndose en producción, según se ha indicado anteriormente.

Con el fin de enmarcar mejor esta cuestión, parece oportuno añadir las siguientes consideraciones:

a) La producción de un prado aprovechado

cada 3 semanas es inferior a la de uno aprovechado cada 6 semanas, mientras que la producción del prado explotado en pastoreo continuo se considera situada en un nivel intermedio respecto a las dos anteriores. Las curvas de crecimiento de la hierba son distintas en ambos casos: sigmoide en el aprovechamiento tradicional, y lineal en el pastoreo continuo intensivo (figura 6.21). Sin embargo, el aprovechamiento de la luz en el caso de una vegetación baja es inferior al de la vegetación alta (figura 3.31). En definitiva, el crecimiento de un prado aprovechado según el sistema tradicional es mayor que el que corresponde al pastoreo continuo intensivo.

b) Los prados sobrepastados se perderían, no tanto porque las plantas agoten sus propias reservas, ya que reaccionan cambiando su estructura y haciéndose menos vulnerables, sino porque los animales las arrancarían y pisotearían.

10^a Tan perjudicial como el sobrepastoreo de un prado lo es su **subaprovechamiento**, que influye negativamente tanto en la cantidad de hierba recogida como en su calidad, además de perjudicar el rebrote y favorecer la competencia de las malas hierbas.

6.5. Bibliografía

- BARLOY, J. y BOUGÉ, B., 1964. *Physiologie et biologie des graminées cultivées. Applications pratiques*. Imprimerie Fertré, Rennes. Francia.
- BIRCHAMM, J.S. y HODGSON, J., 1983. «The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management». *Grass For. Sci.*, 38, 323-331.
- BROUGHAM, R.W., 1956. «Effects of intensity of defoliation on regrowth of pasture». *Aust. J. Agric. Res.*, 7, 377-387.
- BURNS, J.C. y BAGLEY, C.P., 1996. «Cool-season grasses for pasture». En L.E. Moser, D.R. Buxton y M.D. Casler (eds.) *Cool-season forage grasses*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 321-355.
- CABALLERO, A., GIL, F. y BERBEL, M., 1977. «La productividad de prados mediterráneos». *Investigación y Ciencia*, 6, 83-98.
- CLARK, D.A., 1994. «Grazing for pasture management in New Zealand». En D.R. Kemp y D.L. Michalk (eds.) *Pasture management: Technology for the 21st Century*. CSIRO, Melbourne, Australia.
- * DAVIES, A., 1988. «The regrowth of grass swards». En M.B. Jones y A. Lazenby (eds.), *The grass crop*. Chapman and Hall, Londres, 85-127.
- FALES, S.L., LAIDLAW, A.S. y LAMBERT, M.G., 1996. «Cool-season grass ecosystems». En L.E. Moser, D.R. Buxton y M.D. Casler (eds.) *Cool-season forage grasses*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 267-296.
- * GILLET, M., 1980. *Les graminées fourragères*. Gauthier-Villars, París.
- GILLET, M., 1981. «Physiologie de l'herbe et pâturage». *Fourrages*, 85, 7-21.
- GNIS, 1972. *De la semilla a la hierba*. Groupement National Interprofessionnel des Semences et Plantes. París.
- HAZARD, L., 1996. «La plasticité pour une meilleure souplesse d'utilisation des graminées fourragères». *Fourrages*, 147, 293-302.
- LEMAIRE, G. y SALETTE, J., 1981. «Conséquences du rythme de croissance de l'herbe sur la conduite du pâturage au printemps. Possibilités de prévisions». *Fourrages*, 85, 23-37.
- * PARSONS, A.J., 1988. «The effects of season and management on the growth of grass swards». En M.B. Jones y A. Lazenby (eds.), *The grass crop*. Chapman and Hall, Londres, 129-177.
- * PARSONS, A.J., LEAFE, E.L., COLLETT, J. PENNING, P.D. y DAVIS, J., 1983. «The physiology of grass production under grazing. I. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously grazed swards». *J. Appl. Ecol.*, 20, 127-139.
- REDMON, L.A., HORN, G.W., KREUZER, E.G. y BERNARDO, D.L.J., 1995. «A review of livestock grazing and wheat grain yield: boom or bust?». *Agron. J.*, 87, 137-147.
- * ROBSON, M.J., PARSONS, A.J. y WILLIAMS, T.E., 1989. «Herbage production: grasses and legumes». En W. Holmes (ed.), *Grass. Its production and utilization*. 2nd ed. British Grassland Society & Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido, 7-88.
- SIMPSON, R.J. y CULVENOR, R.A., 1987. «Photosynthesis, carbon partitioning and herbage yield». En J.L. Wheeler, C.J. Pearson y G.E. Robards (eds.) *Temperate pastures, their production, use and management*. Australian Wool Corporation/CSIRO, Melbourne, Australia, 103-118.
- WILKINS, R.J., 1995. «Optimisation of grass utilization in high rainfall temperate conditions». En M. Journet, E. Grenet, M.-H. Farce, M. Theriez y C. Demarquilly, *Recent developments in the nutrition of herbivores*. INRA, París, 363-380.

7. Composición química de las gramíneas

7.1. La calidad del forraje de las gramíneas

Es conocido el hecho de que, cuando una vaca en lactación consume forraje de gramíneas discrecionalmente, disminuye su producción láctea a medida que la planta envejece, tal como se pone de manifiesto en la figura 7.1. Ello se debe a que la calidad del forraje ha disminuido: por una parte, cada kilogramo de forraje aporta menos nutrientes y, por otra, el animal ingiere menor cantidad del mismo.

La calidad de un forraje se define, esencialmente, como su capacidad para contribuir al mantenimiento y a la producción del ganado. Para comparar la calidad de los distintos forrajes bastaría con medir sus resultados sobre el crecimiento del ganado o sobre la producción de leche. No obstante, para que la información sobre la calidad de los forrajes sea útil en alimentación del ganado debe disponerse de ella antes de que éste los con-

suma. Más aún, debería ser expresada en términos tales que posibilitaran su uso para predecir la producción animal permitida y poder prever las necesidades de complementación.

La definición de la calidad del forraje en un sentido absoluto requiere una cuidadosa consideración de los múltiples factores que afectan a la producción animal basada en el consumo de forraje, los cuales se resumen en la tabla 7.1.

Tradicionalmente, la evaluación de los forrajes se basó en el estudio de las características nutritivas de cada kilogramo de forraje, que facilitaba, principalmente, energía y proteínas al ganado para su producción, aunque se sabía que el tipo de forraje podía influir sobre la producción de otras formas.

Quizá sea por esta razón que, a menudo, se confunde la expresión «valor nutritivo del forraje» con «calidad del forraje». No obstante, ya en 1960, Crampton y sus colaboradores destacaron que el valor nutritivo de un forraje era proporcional a su rendimiento en nutrientes digestibles por unidad

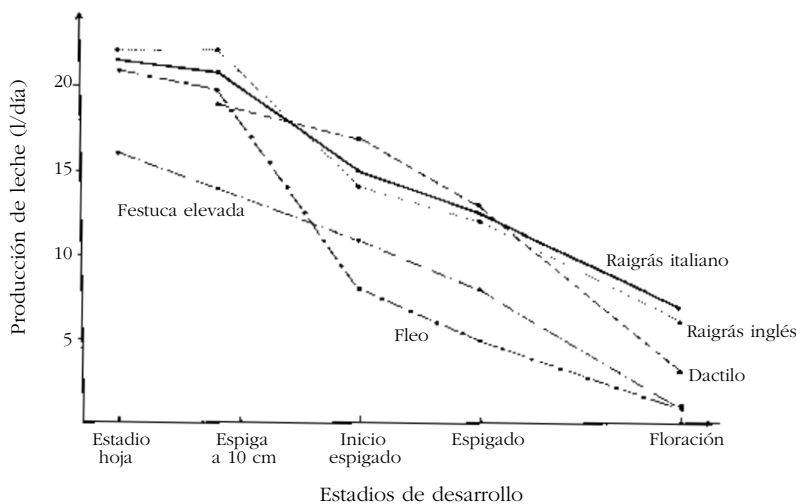


Figura 7.1. Producción de leche permitida por el forraje de gramíneas pratenses consumido ad libitum, según el estadio de desarrollo de la planta (WILLEMIN, 1973).

Tabla 7.1

Factores que inciden en la producción del ganado que consume forrajes y que, por tanto, afectan a la calidad de éstos (adaptada de MOORE, 1994).

Factores relacionados con el forraje

1. Factores cualitativos

1.1. Químicos

- contenido en nutrientes: proteínas, minerales
- membranas celulares: composición, concentración
- componentes antinutricionales
- relación con la palatabilidad

1.2. Físicos

- solubilidad
- degradabilidad

1.3. Estructurales

- microanatomía
- morfología: relación hojas/tallos, hábito de crecimiento
- estructura del dosel vegetal

2. Factores cuantitativos

2.1. En estabulación

- cantidad de forraje disponible
- efecto de la suplementación

2.2. En pastoreo

- producción por unidad de superficie disponible
- carga ganadera
- efecto del suplemento

Factores no relacionados con el forraje

1. Capacidad del propio animal

1.1. Animal

- genotipo
- edad
- sexo
- estado fisiológico

1.2. Tratamiento anterior

- nivel de alimentación
- enfermedades
- parásitos

1.3. Clima

- temperatura
- humedad
- precipitación
- radiación solar

2. Alimentos complementarios

2.1. Mejora de la utilización del forraje

- proteína
- minerales
- vitaminas
- aditivos

2.2. Aporte de energía

- grano
- melazas
- subproductos

2.3. Variación de la ingestión de forraje

- incremento
- disminución (substitución)



Figura 7.2. Vacas lecheras comiendo heno de raigrás italiano. El raigrás y las restantes gramíneas pratenses pierden rápidamente calidad, a medida que envejecen.

de peso multiplicado por la cantidad ingerida. Posteriormente, Demarquilly y Weiss (1970) definieron el *valor alimenticio* del forraje como la cantidad de elementos nutritivos que un animal tipo puede ingerir consumiendo dicho forraje a discreción. Depende, por una parte, de su *valor nutritivo* y, por otra, de la *ingestión voluntaria* o cantidad del mismo que el animal es capaz de ingerir.

El término «valor nutritivo» debería referirse a las cualidades intrínsecas del forraje consumido, que determinan su concentración en energía digestible (medida por la *digestibilidad*) y la *eficiencia* en la utilización de dicha energía.

La **digestibilidad** de los forrajes indica en qué medida la energía y los nutrientes contenidos en el forraje pueden ser aprovechados por el ganado. Ello depende, principalmente, de su *composición química* y varía relativamente poco según el animal.

La **eficiencia** en la utilización de la energía digerida, en cambio, varía en gran medida según

el animal y el destino de dicha energía. La constatación de este hecho obligó a modificar los sistemas de *valoración nutritiva de los forrajes*.

La **ingestión voluntaria** de un forraje depende, en gran medida, de las características del ganado consumidor, pero también es influida por las características del propio forraje, en particular por su apetibilidad, su capacidad lastre y su digestibilidad, que condicionan la **ingestibilidad** del mismo.

La composición química, la digestibilidad y la ingestibilidad de las gramíneas dependen de las de sus partes componentes: hojas, tallos, inflorescencias y grano. La evolución de aquellos parámetros (y, en definitiva, de la calidad del forraje) es afectada por la variación de la composición química de cada componente morfológico, pero, sobre todo, por la evolución de la importancia ponderal de cada uno de ellos en el conjunto del forraje, es decir, por la *composición morfológica* de dicho forraje.

Por esta última razón, para determinar la evolución de la calidad de las gramíneas (de la planta entera, no tan sólo de las hojas, tallos, etc., por separado) parece oportuno agruparlas según la importancia del grano respecto al forraje total, dado el efecto determinante que aquél puede tener sobre la calidad de éste, y diferenciar:

1. Las *gramíneas pratenses*, cuyo forraje se compone de hojas y, eventualmente, tallos e inflorescencias.
2. El *maíz* (y el sorgo), cuyo grano puede representar más del 50% de la materia seca del forraje.
3. Los *cereales de invierno*, que constituyen un grupo intermedio entre los dos anteriores.

En los capítulos que siguen se estudiarán, sucesivamente, la valoración nutritiva de las gramíneas, su digestibilidad y la ingestión voluntaria de su forraje y en este mismo capítulo se considerará la composición química de las gramíneas como fuente de nutrientes para los rumiantes.



Figura 7.3. El forraje de maíz, al contrario que el de las gramíneas pratenses, se caracteriza porque mejora su calidad a medida que la planta madura, ya que aumenta la ingestibilidad del mismo.

7.2. Componentes químicos de las gramíneas

Las gramíneas, como las demás plantas, están constituidas por agua, minerales y compuestos orgánicos. Tal como han revisado diversos autores, estos componentes químicos están contenidos en el citoplasma de las células, o bien forman las paredes celulares (tabla 7.2).

Los **glúcidos** o **hidratos de carbono** constituyen el principal almacén de la energía fotosintética acumulada por la planta y representan aproximadamente entre el 50% y el 80% de la materia seca, en los forrajes y cereales. Desde el punto de vista funcional se clasifican en: 1) *azúcares libres* (glucosa, fructosa, sacarosa), productos intermedios en el metabolismo de la planta; 2) *polisacáridos de reserva* (fructanos y almidón) y 3) *polisacáridos estructurales* (pectinas, hemicelulosas, celulosa), que componen las membranas celulares. Las moléculas de azúcar también se pueden combinar con otras moléculas y constituir compuestos diversos: fenoles, lípidos, alcaloides, ácidos nucleicos, etc. Desde el punto de vista nutricional, se establecen diferencias entre los carbohidratos disponibles para el metabolismo (los glúcidos citoplasmáticos) y los componentes estructurales.

Las **materias nitrogenadas** se dividen, según su solubilidad en etanol, en proteínas (insolubles) y constituyentes no proteicos (solubles); estos

últimos son, en general, productos intermedios del metabolismo de la planta. Las proteínas se encuentran en las hojas y tallos (representan la materia activa metabolizante de las plantas) o bien en las semillas (proteínas de reserva). Comprenden las proteínas citoplasmáticas, las de los cloroplastos, las nucleoproteínas y las proteínas de las membranas. Estos dos últimos grupos son mucho menos importantes cuantitativamente.

Los **lípidos** presentes en las plantas pueden agruparse en: 1) *lípidos de las hojas* (galactolípidos y fosfolípidos); 2) *lípidos de reserva* (triglicéridos), que se acumulan en las semillas, y 3) un *grupo diverso* integrado por ceras, carotenoides, clorofila, aceites esenciales y otras sustancias solubles en éter. Cuantitativamente, los lípidos presentes en el forraje de las gramíneas tienen poca importancia: aunque pueden superar el 10% de la materia seca de los limbos foliares que están en plena actividad, su concentración disminuye a menos de la tercera parte en los tallos. Los fosfolípidos y galactolípidos tienen gran importancia funcional, pero son componentes menores en todos los tejidos de la planta. El grano de los cereales puede acumular lípidos de reserva, aunque en pequeña proporción (alcanza el 3% de la MS en maíz y en avena y niveles inferiores en los restantes cereales).

Los **ácidos orgánicos** (ácido málico, ácido cítrico, etc.) son importantes componentes del metabolismo intermedio de las plantas, pero no productos terminales; a menudo son ignorados en los análisis de forraje, incluyéndose en los car-

Tabla 7.2

Reparto de los componentes químicos en los forrajes, según su ubicación en la célula (adaptada de JARRIGE, 1981).

	<u>Grupo</u>	<u>Componentes químicos</u>
Contenido celular	Azúcares libres	glucosa, fructosa, sacarosa, melibiosa
	Polisacáridos de reserva	fructanos, almidón
	Materias nitrogenadas	aminas, proteínas
	Lípidos y carotenos	
	Ácidos orgánicos	ácido málico, ácido cítrico, etc.
	Minerales	
Paredes	Fibras	celulosa
	Polisacáridos amorfos	substancias pécticas, hemicelulosas
	Substancias no glucídicas	lignina, minerales (sílice, calcio, fósforo), proteínas insolubles, ceras

bohidratos solubles. Son fácilmente fermentables y proporcionan energía a las bacterias del rumen. En las gramíneas, el contenido en ácidos orgánicos es más importante en las hojas que en los tallos y varía desde un 5% de la MS en el estadio hojoso a menos del 2% de la misma en la floración.

Los **minerales**, que pueden representar, en su conjunto, entre un 8 y un 10% de la MS del forraje, se presentan en los tejidos vegetales bajo formas químicas diversas: ionizados (K y Na) o formando compuestos, solubles o insolubles.

En las células de los forrajes también pueden existir **otras sustancias** (taninos, alcaloides, glucósidos, etc.) cuya presencia puede reducir el valor nutritivo de los mismos.

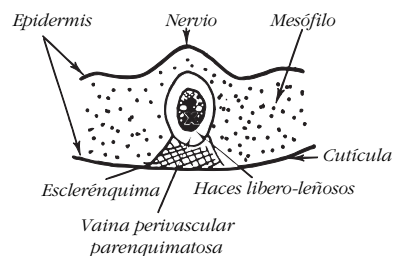
Las células, a su vez, se organizan en tejidos vegetales de distintas características, tanto por lo que se refiere a su función como a su composición química: 1) tejidos conductores, de estructura compleja, constituidos por el *floema*, con paredes celulósicas, y el *xilema*, de paredes lignificadas; 2) tejidos de sostén, como el *colénquima*, con paredes celulósicas, y el *esclerénquima*, con paredes lignificadas y contenido celular degenerado; 3) *parénquima*, con células simples y paredes, en general, no lignificadas, situado alrededor de los tejidos vasculares, con funciones de asimilación (como es el caso del *mesófilo*, situado entre los haces vasculares y la epidermis) o de almacén, y 4) tejido protector, constituido por la *epidermis*, cuyas células tienen una membrana de espesor variable que suele estar impregnada de cutícula y, a veces, de ceras.

La distribución de los tejidos en el vegetal es distinta según el órgano de la planta (figura 7.4)

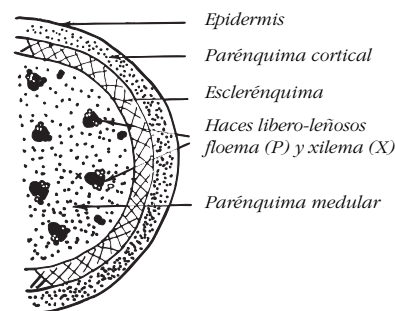
Tabla 7.3

Variación del contenido en materias nitrogenadas y constituyentes parietales (%MS) de las hojas y tallos de las gramíneas de clima templado (JARRIGE y col., 1995).

	Limbo	Tallos + Vainas	Planta completa
Materias nitrogenadas			
Plantas jóvenes	20-25	10-15	18-24
Plantas adultas	7-10	3-5	6-9
Constituyentes parietales			
Plantas jóvenes	25-28	30-35	30-33
Plantas adultas	45-50	60-65	50-56



Sección de hoja



Sección de tallo

Figura 7.4. Disposición esquemática de los tejidos en la hoja y el tallo de una gramínea (adaptada de GRENET y DEMARQUILLY, 1987).

y varía a lo largo del tiempo en un mismo órgano, lo que se traduce en un cambio en su composición química, según pone de manifiesto la tabla 7.3. El peso de cada órgano en la propia planta también cambia y, en gran medida a lo largo de su ciclo, tal como se destaca más adelante. Como consecuencia de todo ello, la composición química del forraje de las gramíneas evoluciona a lo largo del ciclo de la planta.

En los apartados que siguen se hará referencia a los principales grupos de compuestos químicos presentes en el forraje de las gramíneas:

- *glúcidos citoplasmáticos*,
- *constituyentes de las paredes celulares*,
- *materias nitrogenadas*,
- *minerales* y
- *otros componentes químicos*,

y a su variación según diversas circunstancias.

El capítulo se completa con una amplia referencia a los métodos de análisis de la composición química de los forrajes.

7.2.1. Glúcidos citoplasmáticos

En el citoplasma de las células se encuentran azúcares libres (sobre todo glucosa, fructosa y sacarosa) que intervienen en su metabolismo y polisacáridos de reserva (fructanos y almidón), que son solubles en agua, excepto el almidón. En su conjunto estos azúcares constituyen los llamados *glúcidos citoplasmáticos* o *carbohidratos no estructurales*.

A partir del CO₂ atmosférico, las plantas sintetizan triosas-fosfato que son transformadas en almidón en el propio cloroplasto (almidón de asimilación o de reserva transitoria) y/o en sacarosa en el citosol. No obstante, en las gramíneas pratenses de clima templado y en los cereales de invierno (y en otras especies) no se produce almidón de asimilación sino fructanos, que se acumulan en las vacuolas.

La *sacarosa*, procedente de la síntesis directa de CO₂ o derivada de la hidrólisis de los azúcares de reserva transitoria, se integra en la savia elaborada y constituye la forma principal de transporte del carbono y de suministro de energía en la planta. Interviene en la síntesis del almidón y se desdobra para originar glucosa y fructosa. Puede también actuar como glúcido de reserva.

Los glúcidos de reserva son distintos según el grupo de especies, e incluso según el órgano de la planta en que se acumulan:

- Las gramíneas pratenses de clima templado y los cereales de invierno acumulan fructanos en hojas y tallos y almidón en las semillas.
- Las gramíneas tropicales tienden a acumular principalmente almidón, aunque en hojas y tallos pueden contener sacarosa, a veces en concentración elevada, y otros glúcidos.

Los *fructanos* (polímeros de fructosa acompañada de glucosa) se derivan de la sacarosa y además de su función como glúcidos de reserva, temporal o a más largo plazo, tienen otras importantes funciones relacionadas, básicamente, con la adaptación de las plantas al frío.

Dado que las funciones metabólicas, de transporte y almacenaje son dinámicas, la concentración de los carbohidratos no estructurales varía mucho según el estado fisiológico de la planta. Durante el día, suele ser máxima al finalizar la tarde; por la noche, parte de los carbohidratos de asimilación o de reserva transitoria son movilizados para hacer frente a la demanda respiratoria y disminuye su concentración (entre 1 y 2 puntos).

Las reservas acumuladas para más largo plazo se localizan en tejidos especializados, tales como las semillas, los rizomas o la base de los tallos. La concentración en dichos órganos tiende a variar según ciclos estacionales relacionados con la resistencia al frío, el ahijado, el rebrote posterior a una defoliación o bien su traslocación hacia el grano, como en el caso de los cereales de invierno.

En general, el porcentaje de azúcares solubles es superior en las gramíneas de la zona templada que en las gramíneas tropicales (tabla 7.4).

Tabla 7.4

Concentraciones (g/kg MS) usuales de carbohidratos no estructurales en gramíneas de la zona templada y tropicales (adaptada de MOORE Y HATFIELD, 1994).

Tipo de glúcido	Gramíneas de la zona templada	Gramíneas tropicales
Glúcidos solubles	30-60	10-50
Almidón	0-20	10-50
Fructanos	30-100	-

Tabla 7.5

Efecto de la conservación sobre el nivel de glúcidos solubles (% MS) del forraje de gramíneas (JARRIGE y col., 1995).

Especie	Forraje verde	Henos		Ensilados		
		buen tiempo	con lluvia	directo	con ácido fórmico	prehenificado
Raigrás inglés	14,5			0,6	3,7	
Raigrás italiano	14,5	14,9				
	16,7		5,6			
	14,1			1,0	4,5	2,4
Dactilo	4,5	6,2				
	4,2		2,0			
	5,9			0,6	0,8	0,6

Los carbohidratos no estructurales juegan un importante papel sobre la calidad de los forrajes por diversos motivos:

En primer lugar, son fermentados con celeridad por las bacterias del rumen y como consecuencia facilitan energía rápida al ganado.

Por otra parte, constituyen los substratos adecuados de importantes reacciones que tienen lugar después de la siega del forraje y que afectan a la calidad del producto conservado (tabla 7.5):

1. Las enzimas respiratorias continúan su función mientras el nivel de humedad del forraje verde lo permite, convirtiendo los carbohidratos no estructurales en energía y CO₂. Este proceso puede representar elevadas pérdidas si la henificación se hace lentamente.
2. Los microorganismos que provocan pérdidas en los forrajes mal conservados (enmohecimiento) encuentran mejores posibilidades para su desarrollo cuanto más alto es el nivel de carbohidratos presentes en los mismos.
3. Por efecto del calentamiento y en presencia de humedad tienen lugar reacciones no enzimáticas (reacciones de Maillard) entre carbohidratos, aminas y aminoácidos, que dan como resultado polímeros de comportamiento semejante a la lignina.
4. La conservación del ensilado también se relaciona con el nivel de carbohidratos no estructurales presentes, ya que es a partir de ellos que se desarrollan las fermentaciones lácticas.

En las **gramíneas pratenses**, en general, el nivel de glúcidos hidrosolubles es bastante elevado cuando la planta inicia su crecimiento en primavera, aumenta durante el encañado y alcanza su valor máximo en el espigado, momento a partir del cual disminuye. Los rebrotes primave-



Figura 7.5. El raigrás acumula fructanos en mayor medida que las restantes gramíneas pratenses.

rales tienen más glúcidos que los otoñales (tabla 7.6). Su nivel guarda una correlación inversa con el contenido en materias nitrogenadas.

Este comportamiento general no impide que la riqueza en glúcidos citoplasmáticos de estas especies sea muy variable, en especial por lo que se refiere al nivel de fructanos, en función de:

1. La *especie*. Los raigrases se destacan de las restantes especies por su elevado contenido en fructanos, lo que se traduce en un mayor contenido global de glúcidos citoplasmáticos.
2. La *composición morfológica* de la planta. Los fructanos se acumulan sobre todo en los tallos y vainas; por ello, las plantas con tallos tienen mayor contenido en glúcidos citoplasmáticos que los rebrotes en estado de hoja.

Tabla 7.6

Contenido en glúcidos hidrosolubles (%MS) del forraje de diversas gramíneas pratenses (JARRIGE, 1981).

Especie	<i>Primer ciclo</i>				<i>Rebrotes</i>	
	Estadio hoja	Encañado	Espigado	Floración	Con espigas	Sólo hojas
Raigrás italiano	10-15	15-20	15-20	12-16	10-15	4-8
Raigrás inglés	10-15	12-20	10-18	10-16	10-15	6-10
Dactilo	6-10	8-10	8-10	6-10	6-8	3-6
Festuca elevada		8-12	5-10		5-7	6-9
Fleo		6-10	4-8	4-8	5-10	

3. Los *factores agroclimáticos*. A una misma edad de la planta el porcentaje de glúcidos solubles disminuye cuando el crecimiento es acelerado, ya que entonces dichos glúcidos se utilizan para la producción de proteínas y paredes celulares. Por esta razón, el nivel de fertilización nitrogenada guarda una correlación negativa con el contenido en glúcidos citoplasmáticos, mientras que las bajas temperaturas, así como una elevada intensidad luminosa, favorecen la acumulación de dichos productos (en raigrás inglés se han controlado contenidos que alcanzaban hasta el 30% de la MS).

En el **maíz**, durante su crecimiento vegetativo, los glúcidos no estructurales se acumulan, básicamente, en el tallo, en forma de sacarosa, a diferencia de lo que sucede en las gramíneas prateses de la zona templada y en los cereales de invierno. No obstante, también pueden encontrarse otros azúcares solubles (fructosa, glucosa, etc.), e incluso almidón, en hojas y tallos.

Durante el período de formación y maduración del grano se producen cambios drásticos en el tipo de carbohidratos no estructurales acumulados. En efecto, después de la aparición de las sedas y durante el desarrollo de la espiga disminuye rápidamente el contenido en azúcares solubles y aumenta proporcionalmente el contenido en almidón. A pesar de este cambio, el nivel de carbohidratos no estructurales se mantiene prácticamente constante, así como la digestibili-

Tabla 7.7
Evolución del contenido de carbohidratos no estructurales (%MS) de una variedad de maíz precoz (PHIPPS, 1980).

Fecha muestra	Almidón	Azúcares solubles	Total	D.M.O. "in vitro"
13 agosto	3,2	28,6	31,8	75
21 agosto	8,5	26,3	34,8	76
29 agosto	10,8	26,2	37,0	74
3 septiembre	16,9	20,3	37,2	76
10 septiembre	27,6	13,8	41,4	76
17 septiembre	23,6	14,8	38,4	77
29 septiembre	34,6	6,4	41,3	75
2 octubre	27,4	7,4	34,8	72
Media			37,1	75



Figura 7.6. El principal glúcido de reserva acumulado por el maíz y las gramíneas tropicales es el almidón.

dad *in vitro* de la materia orgánica de la planta de maíz (tabla 7.7).

De hecho, el contenido de almidón aumenta al mismo tiempo que la importancia del grano en el conjunto de la materia seca. Por otra parte, el porcentaje de materia seca de la planta se correlaciona negativamente con el nivel de glúcidos solubles y positivamente con el contenido de almidón (tabla 7.8).

Tabla 7.8
Evolución durante el período de maduración del grano del contenido de glúcidos hidrosolubles y de almidón (%MS) en la planta de maíz (JARRIGE, 1981).

	Estadios de vegetación		
	Inicio lechoso- inicio pastoso	Inicio pastoso- inicio vitroso	Inicio vitroso- vitroso duro
Contenido de materia seca	23 (21-25)	27 (25-30)	32 (31-33)
Espigas + espigas	57 (46-63)	63 (58-76)	68 (63-75)
Glúcidos hidrosolubles	18 (15-19)	14 (10-18)	10 (7-12)
Almidón	16 (10-20)	20 (12-31)	25 (21-33)

La referida evolución, señalada con carácter general, puede resultar afectada por el genotipo, la densidad de plantas y el clima. Estos factores influyen, de hecho, sobre el porcentaje de grano en el conjunto de la materia seca. Así:

- elevadas densidades de plantas pueden perjudicar el desarrollo del grano,
- el frío limita la acumulación de almidón en el grano,
- las diversas variedades pueden reaccionar de distinto modo a la densidad de plantas, e incluso a las condiciones climáticas; por ejemplo, los cultivares precoces suelen acumular mayor porcentaje de almidón que los tardíos.

Teniendo en cuenta que el maíz se consume principalmente ensilado y que el contenido en glúcidos solubles del ensilado es siempre bajo, un maíz que contenga un elevado porcentaje de glúcidos solubles tendrá pérdidas más elevadas al ser ensilado. Por ello es deseable que el maíz tenga un alto contenido en almidón en el momento de ser cosechado para ensilar.

En **cereales de invierno** se acumulan carbohidratos solubles en tallos, vainas y hojas en diversa medida y en cantidad creciente hasta después de la antesis. En los estadios finales del ciclo disminuye su concentración, ya que se traslocan al grano, en mayor o menor medida según las condiciones de maduración (apartado 5.1), o son consumidos en el proceso respiratorio.

El contenido de glúcidos solubles del tallo es más elevado (puede alcanzar más del 30% de su peso total) y más variable entre años que el de las hojas. Por otra parte, se han establecido claras diferencias entre especies y entre cultivares: en los de caña más corta el porcentaje de estos glúcidos sobre su MS total es superior al correspondiente a las variedades de caña más alta, según puede apreciarse en la figura 7.7.

El efecto del ambiente sobre dicho contenido resulta complejo y ha sido menos estudiado que en los casos anteriores: la iluminación y la sequía lo incrementarían, mientras que una temperatura más elevada contribuiría a disminuirlo.

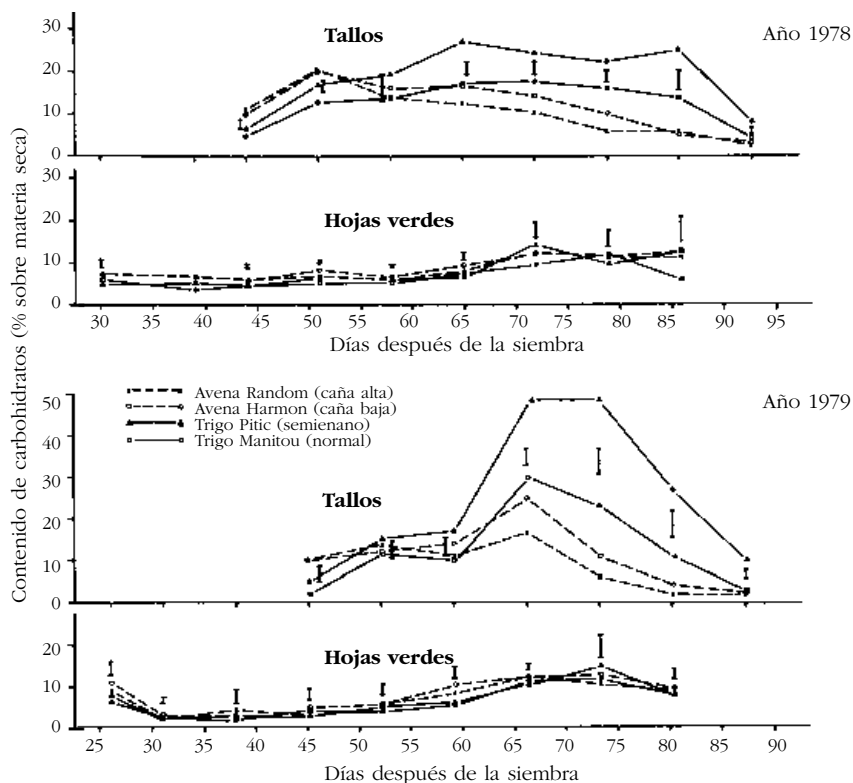


Figura 7.7. Evolución de la concentración de carbohidratos solubles en los órganos de trigo y avena, en dos años consecutivos (adaptada de MCCAIG y CLARKE, 1982).

7.2.2. Materias nitrogenadas

El contenido en proteína bruta (PB) del forraje de las gramíneas es inferior al de las leguminosas (11,5% frente a 17%, según datos medios a nivel mundial), varía entre límites muy amplios (por ejemplo en cereales de invierno entre 6 y 30%) y disminuye a medida que avanza el estadio de desarrollo del vegetal. Los limbos de las hojas presentan mayor contenido que los tallos y las vainas (tabla 7.9).

Los componentes nitrogenados de la planta se originan a partir del nitrógeno que absorben sus raíces y que se reparte por la misma incorporándose a la materia seca que se forma. Al iniciarse el crecimiento, momento en que la absorción es más rápida que la formación de materia seca, aumenta la concentración de materias nitrogenadas, pero cuando la planta acelera su crecimiento el nitrógeno se diluye, porque el incremento de materia seca es superior a la capacidad de absorción radicular (figura 7.8).

De hecho, durante el período vegetativo, el contenido de proteína bruta está más relacionado con la absorción radicular y con el ritmo de crecimiento de la planta que con la edad de la misma.

Durante el período reproductivo (en el caso de los cereales), el contenido de PB evoluciona con el estadio, pero depende también en gran medida del clima y de la fertilización, de tal modo que, con frecuencia, no varía de una manera significativa con dicho estadio. Efectivamente, uno de los aspectos más destacados que se observa cuando se estudian los trabajos publicados sobre contenido de PB de las gramíneas lo constituye la gran disparidad de resultados que se producen para idénticos estadios de crecimiento.

Tabla 7.9
Variación del contenido de materias nitrogenadas (%MS) en las hojas y tallos de las gramíneas *pratenses* (DEMARQUILLY y ANDRIEU, 1988).

	Limbos	Tallos + vainas
En plantas jóvenes	15-25	10-15
En plantas viejas	7-10	3-5

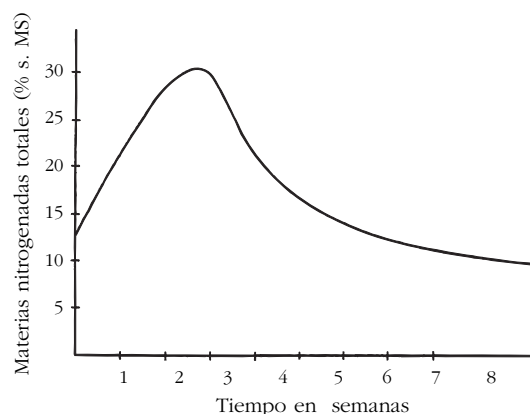


Figura 7.8. Representación de la evolución del contenido en materias nitrogenadas totales durante el crecimiento de una gramínea (adaptada de GILLET, 1980).

De tal modo es así que Demarquilly (1981) recomienda realizar análisis anuales para determinar los niveles del contenido proteico del forraje, por razón de su variabilidad, que depende en parte de la fertilización y también del año. Por ello, los valores de PB, o materias nitrogenadas totales (MNT) según la terminología francesa, que aparecen en las tablas de valor alimenticio de los forrajes son tan sólo indicativos y válidos para unas condiciones específicas.

De un modo general, la concentración de nutrientes en la planta decrece al aumentar la producción de materia seca, por efecto de la dilución; ello es así porque la mayor absorción de nitrógeno por la planta no llega a compensar el incremento de producción de carbohidratos. En consecuencia, cuanto mayor sea la producción de materia seca, menor será la riqueza en proteína bruta del forraje.

La fertilización nitrogenada afecta positivamente al contenido proteico del forraje y a la composición de la fracción proteína bruta (véase más adelante), pero a medida que pasa el tiempo a partir de la aportación de fertilizante, las diferencias se reducen, hasta llegar a anularse al cabo de unas 10-12 semanas (figura 7.9).

Durante mucho tiempo se ha considerado que la mayor parte del nitrógeno de la planta tenía el mismo valor nutricional para el rumiante, pero no es así. En efecto, el nitrógeno degradado en el rumen sólo puede ser aprovechado

por el animal si previamente es utilizado por los microorganismos de aquél, mientras que las proteínas no degradadas son digeridas en el intestino y pasan directamente a la sangre del animal. Por ello, entre las materias nitrogenadas de los forrajes conviene diferenciar los constituyentes nitrogenados no proteicos de las proteínas.

Constituyentes nitrogenados no proteicos

Son, principalmente, amidas, aminoácidos libres (no esenciales), péptidos de bajo peso molecular, aminas y nucleótidos. Se localizan en las vacuolas de las células vivas y todos ellos se degradan en la panza.

La importancia de estos componentes y su composición varían según el órgano vegetal y también según la especie. Abundan en el aparato vegetativo y en las raíces y su contenido en el grano es menor.

En gramíneas pratenses, Demarquilly y colaboradores (1981) indican los siguientes porcentajes sobre el nitrógeno total:

- en planta entera 21 - 33%
- en hojas 12 - 33%
- en vainas 35 - 38%
- en tallos 18 - 42%

Estos porcentajes están influidos en gran medida por la fertilización nitrogenada.

Al cortar la planta, y especialmente en forrajes fermentados, la fracción no proteica aumenta a costa de las proteínas.

Proteínas

Se localizan, ante todo, en las células clorofílicas, especialmente en los cloroplastos y el citoplasma celular.

La composición de las proteínas, contrariamente a la de los componentes no proteicos, es poco variable según el órgano, la edad de la planta, la especie e incluso la familia botánica, y se caracteriza por un buen equilibrio en aminoácidos esenciales.

Cabe diferenciar las *proteínas solubles*, que se localizan en el citoplasma y, sobre todo, en el interior de los cloroplastos, de las *proteínas insolubles*, situadas en las membranas de la célula y de los orgánulos o ligadas a ellas.

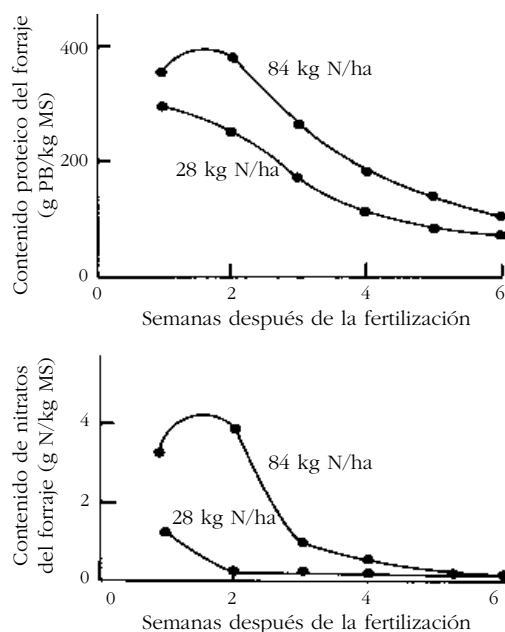


Figura 7.9. Efecto del nivel de fertilización nitrogenada sobre el contenido de proteína bruta y de nitratos del forraje en *Lolium multiflorum* (adaptada de MINSON, 1990).

Nitrógeno en forma de nitrato

Mención especial merece la posible presencia en la planta de nitrógeno en forma de nitrato. En general, las gramíneas no contienen nitrato, ya que éste es reducido inmediatamente después de su absorción. No obstante, en circunstancias especiales, puede aparecer y presentarse en niveles que, si bien son globalmente bajos (menos del 2% del nitrógeno total), pueden resultar peligrosos para el ganado (niveles superiores al 0,5% ya resultan peligrosos) y causar graves trastornos. Así, por ejemplo:

- Inmediatamente después de producirse un corte, la concentración nítrica aumenta, para desaparecer más o menos rápidamente según el nivel de fertilización nitrogenada.
- Un nivel normal de fertilización nitrogenada (hasta 60 unidades fertilizantes/ha) no acarrea consecuencias negativas, con tal de que la planta tenga suficientes hojas; sin embargo, aportaciones más elevadas (superiores a 100 uf/ha) pueden prolongar la presencia de niveles de nitrato en la planta peligrosos para el ganado.

7.2.3. Constituyentes de las paredes celulares

El conjunto de las paredes celulares representa entre un 30 y un 80% de la materia seca del forraje y alcanza entre el 60 y el 90% en las pajas.

Los componentes químicos de las paredes celulares de las gramíneas, igual que los de las demás plantas, son polisacáridos (celulosa, hemicelulosa y sustancias pécticas) y compuestos no glucídicos (lignina, ceras o cutina, minerales, sustancias fenólicas y componentes nitrogenados). De entre ellos, por su importancia cuantitativa y por su incidencia en la digestibilidad del forraje, destacan los siguientes: celulosa, hemicelulosas y, especialmente, la lignina (tabla 7.10).

Las hemicelulosas y la lignina están más o menos ligadas por enlaces químicos y forman una matriz macromolecular que recubre la trama de celulosa. Las *substancias pécticas* (polisacáridos ricos en ácido galacturónico), en cambio, están poco ligadas a estas estructuras y constituyen el cemento de la pared celular, pero tienen escasa importancia en los forrajes (en las gramíneas representan tan sólo el 2% de la MS). La cutina, el sílice, los fenoles y otras sustancias serán tratados en el apartado 7.2.5.

La **celulosa** es el carbohidrato más importante en el mundo. Es, también, el constituyente cuantitativamente más importante de la pared celular (puede variar entre 35 y 60% del total de la misma). Se trata de un polímero lineal de un elevado número de unidades de β -glucosa que forma un haz de microfibrillas entre las que se sitúan los restantes constituyentes amorfos de la

membrana. Es muy resistente a la acción de los principales reactivos químicos.

En estado puro prácticamente no existe más que en determinadas fibras (algodón). La celulosa aislada de los forrajes contiene, además de β -glucosa, alrededor de un 15% de pentosas (xylosa y arabinosa, principalmente) y la mayor parte de la cutina y del sílice presentes en la planta. Por ello, la limitación de su digestibilidad no puede atribuirse tan sólo a la presencia de la lignina.

Las **hemicelulosas**, aunque menos importantes que la celulosa, representan, sin embargo, entre un 10 y un 25% de la materia seca de los forrajes (tabla 7.10). Se trata de polímeros de menor número de unidades, más o menos ramificados, compuestos por diferentes tipos de glucídicos (pentosas, hexosas, ácidos urónicos, etc.) que no forman estructuras de elevada resistencia. Como características comunes, este grupo heterogéneo de polisacáridos tiene la de ser insolubles en agua, pero solubles en ácido o en álcali (se extraen con mayor facilidad que la celulosa) y la de estar más estrechamente ligados a la lignina que ningún otro polisacárido. En las gramíneas, el grupo más importante lo constituyen las xylaninas.

Las **ligninas** son sustancias amorfas que se incrustan entre las fibras de los tejidos de sostén y de conducción e incrementan su rigidez. Químicamente, la lignina no puede ser definida con exactitud. Se trata, esencialmente, de una sustancia aromática: una molécula de alto peso molecular formada por deshidrogenación enzimática de diversos alcoholes, seguida de una polimerización. La lignina se caracteriza por su resistencia a la mayor parte de los agentes químicos usuales.

Tabla 7.10
Contenido de constituyentes parietales (%MS) de algunas gramíneas (JARRIGE, 1981).

Especie	Celulosa bruta	Celulosa verdadera	Xylaninas	Arabaninas	Hexosanas	Ácidos urónicos	Lignina
Raigrás inglés (hojas)	25	19	8,5	3	4,5		3
Raigrás inglés	25	20	12,5	3	4	3	3
Dactilo (floración)	35	27	14,5	3,5	4	3	7
Paja de trigo	41	30	19	3	3	4	11
Maíz ensilado (25-35 % MS)	20	11	6	2	2	1	4

La composición de la lignina, el grado de condensación de sus moléculas y la intensidad con que éstas están unidas a las fibras varían según la especie (es distinta en monocotiledóneas, en dicotiledóneas y en gimnospermas) y, en una misma especie, a lo largo de su ciclo de desarrollo.

Las gramíneas se diferencian de las leguminosas tanto por su contenido de lignina como por la disposición de la misma en relación con los restantes componentes químicos (véase la figura 9.2). La lignina de las gramíneas es mucho más soluble en álcalis que la de las leguminosas (o la de la madera). Ello puede explicar por qué los tratamientos con álcali incrementan en mayor medida la digestibilidad de la paja de los cereales que la de las leguminosas.

El contenido en lignina del forraje de las gramíneas varía a lo largo de su ciclo (figura 7.10). En nuestras condiciones, Mercier e Iglesias (1992) lo han puesto de manifiesto de una forma visual mediante técnicas histológicas aplicadas a cereales de invierno. En efecto, siguiendo el método de Van Geison de coloración de los cortes histológicos con picrofucsina (se trata de un colorante diferencial que tiñe la lignina de amarillo), estudiaron el proceso de lignificación del tallo, desde su aparición hasta la madurez completa de la planta, en variedades de trigo, cebada y triticale.

Ello permitió a los citados autores cuantificar la superficie ocupada por la lignina (figura 7.11) mediante un procesador de imágenes en color (M.I.P. o *Microm Image Processing*). Posteriormente, obtuvieron para cada variedad una recta

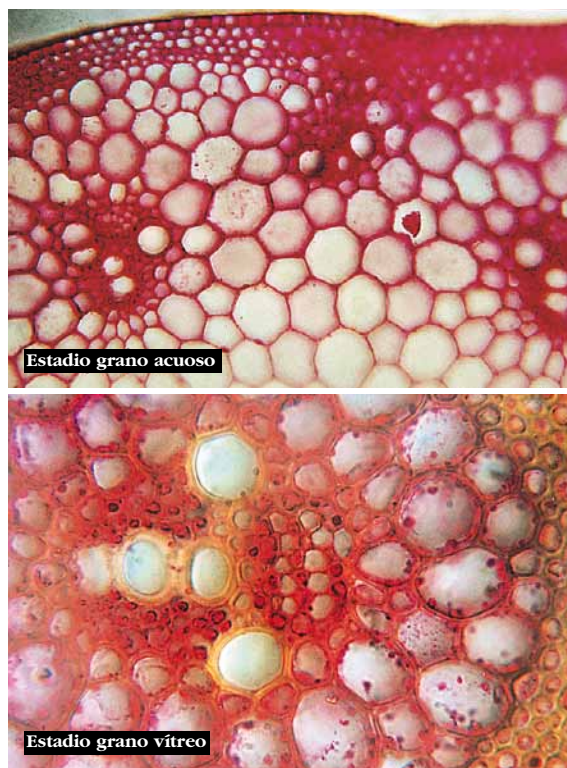


Figura 7.11. Reproducción de microfotografías de preparaciones de tallos de cebada, variedad Albacete, que ponen de manifiesto cómo la superficie ocupada por la lignina (color amarillo) aumenta a medida que el vegetal madura. (MERCIER e IGLESIS, 1992).

de regresión mediante la cual es posible, por extrapolación, obtener valores probables de lignina para cualquiera de los estadios de crecimiento de los referidos cereales de invierno.

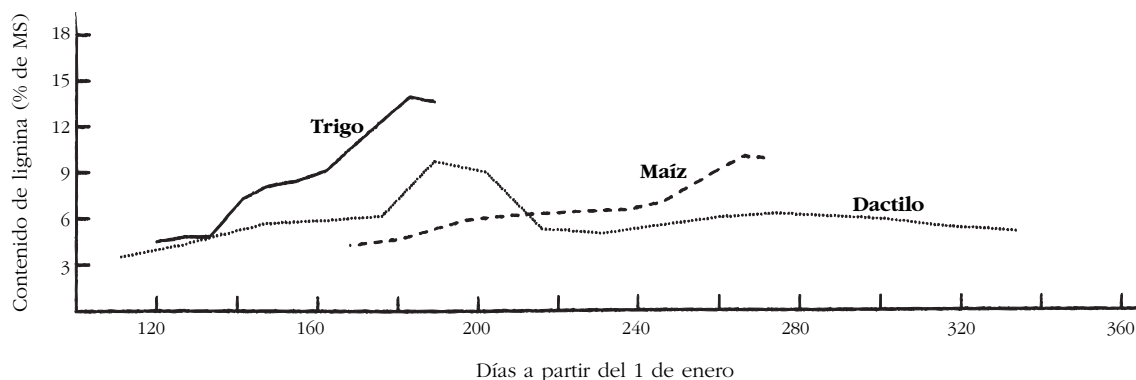


Figura 7.10. Evolución del contenido de lignina en el forraje de gramíneas (elaborado a partir de REEVES, 1987).

La importancia porcentual de las paredes celulares en el conjunto de la materia seca del forraje, así como su composición, varían en función de distintos factores:

1. La *composición morfológica* y la *edad* de la planta. Los limbos tienen menor porcentaje de paredes (FND) que las vainas de las hojas y éstas, mucho menor que los tallos. En cualquier caso, con la edad de la planta aumenta el porcentaje de paredes, así como el nivel de lignificación de las mismas (LAD), en cada uno de los órganos de la planta (figura 7.12). Es de notar que el porcentaje de lignina aumenta en mayor medida que el total de paredes, especialmente en tallos
2. La *especie* y el *cultivar*. Aunque la composición de las paredes de las gramíneas es bastante uniforme (en comparación con la de las plantas de otras especies botánicas), surgen diferencias entre especies, e incluso entre cultivares, tanto por lo que respecta al contenido en paredes (nivel de fibra neutro detergente, FND) como al grado de lignificación.

Así:

- a) En *maíz* y *sorgo*, la presencia de los genes *brown midrib* contribuye a disminuir la concentración de lignina (más en tallos que en hojas) y a aumentar la digestibilidad del forraje, manteniendo el mismo nivel de paredes celulares. Hay que señalar, sin embargo, que la presencia de tales genes está asociada a características agronómicas negativas (mayor tendencia al encamado y menor producción de MS/ha).
 - b) Entre los *cereales de invierno*, la cebada presenta niveles de contenido en paredes inferiores a las restantes especies y el centeno superiores. Las diferencias que se han encontrado entre cultivares de este grupo de especies se atribuyen a distinta proporción entre tallos, hojas e inflorescencias.
3. Los *factores agroclimáticos*. Su principal efecto se manifiesta en la composición morfológica de la planta: las altas temperaturas favorecen el desarrollo de los tallos sobre las hojas, por lo que, para un mismo estadio de desarrollo, disminuye la relación hojas/tallos. Pero también pueden actuar directamente: éste es el caso de las temperaturas elevadas, que estimulan la lignificación de los tejidos de sostén.

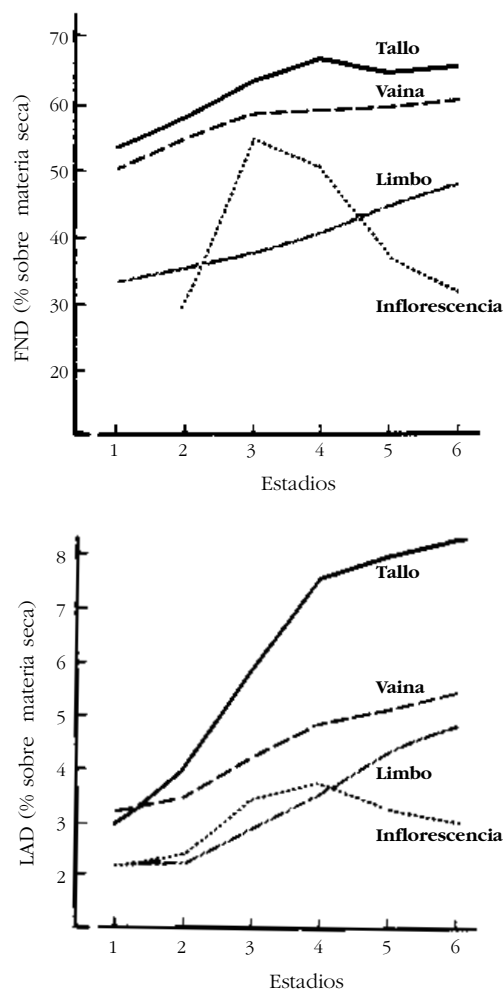


Figura 7.12. Evolución del contenido de componentes parietales en los distintos órganos de la planta de cereal de invierno, según el estadio: 1, estadio hoja bandera; 2, inicio de espigado; 3 a 6, cortes dados cada 7 días a partir del espigado. FND = fibra neutro detergente; LAD = lignina ácido detergente (adaptada de CHERNEY y MARTEN, 1982).

Así, por ejemplo, el maíz producido en los Estados Unidos presenta unos niveles de lignina entre 4 y 7%, mientras que el producido en el Reino Unido contiene tan sólo entre un 2 y un 4% sobre la materia seca total.

Por otra parte, se ha establecido que las características de la lignina de las gramíneas de zonas frías son distintas a la de las gramíneas producidas en zonas cálidas.

7.2.4. Minerales

Las plantas absorben del suelo diversos minerales, en general necesarios para sus funciones. La mayor parte de ellos son también necesarios para el ganado, ya sea porque constituyen parte del tejido corporal o de la leche que segregan (elementos mayores: Ca, P, Mg, K, Na y Cl, tabla 7.11), o bien porque sirven como elementos traza para catalizar diversas reacciones (Fe, Cu, I, Zn, Na, Mn, Se, Co y Mo). De entre los elementos citados, el potasio, el cloro, el hierro y el molibdeno aparecen normalmente en cantidades suficientes en los forrajes para satisfacer las necesidades del ganado. Por esta razón no se hará posterior referencia a ellos. Tampoco se hablará, en este apartado, del azufre, que se incluye en las proteínas, ya que está estrechamente ligado al nitrógeno proteico, ni del silicio, no necesario para el ganado (apartado 7.2.5).

El contenido en minerales de los forrajes es muy variable (tabla 7.12). Las razones de tal variabilidad se atribuyen a diversas causas:

1. La *especie* y el *cultivar*. Se suelen establecer diferencias entre gramíneas y leguminosas y, dentro de las primeras, entre las de clima templado y las tropicales (figura 7.13). En algunos casos, existen claras diferencias entre cultivares.

Tabla 7.11
Composición mineral de los forrajes (g/kg MS) comparada con la composición del tejido corporal y la leche del ganado vacuno (MINSON, 1990).

Componente	Forraje (promedio)	Tejido corporal	Leche vacuno
Cenizas totales	106,0	63	57
Calcio	9,0	22	9
Fósforo	2,9	13	7
Magnesio	2,8	1	1
Potasio	2,7	3	11
Sodio	2,2	2	4
Cloro	4,2	2	8

2. El *órgano* de la planta y el *estadio* de la misma. En general, las hojas tienen mayor contenido en minerales que los tallos y las plantas jóvenes más que las maduras.
3. El tipo de *suelo*. Condiciona la presencia de minerales y la viabilidad de su absorción por la planta. La *fertilización* permite, a menudo, corregir las deficiencias, aunque también puede provocar problemas por incompatibilidades.
4. El *clima*. Influye sobre la disponibilidad de nutrientes del suelo y sobre la capacidad del sistema radicular para absorberlos, además de afectar al ritmo de crecimiento de la planta.

Tabla 7.12
Constituyentes minerales mayores del forraje de las gramíneas (valores medios, expresados en g/kg MS, según BOUCHET y GUEGUEN, 1981).

Especie	Calcio	Fósforo	Magnesio	Potasio	Sodio
Cebada y centeno (inicio espigado)	3,4-6,0	2,4-4,0	1,0-3,0	16,0-36,0	0,2-2,0
Avena y trigo (grano lechoso)	1,8-4,4	1,6-3,0	1,0-2,5	12,0-36,0	0,2-2,0
Raigrás italiano (final espigado)	4,0-8,0	2,4-4,2	1,0-3,6	16,0-36,0	0,3-2,7
Raigrás inglés	2,5-12,5	2,4-4,2	1,2-6,9	16,0-26,0	1,1-8,7
Dactilo (final espigado)	2,4-6,5	2,1-4,0	1,0-3,0	16,0-30,0	0,1-6,5
Festuca elevada (final espigado)	3,4-7,3	2,0-3,7	1,0-4,0	20,0-40,0	0,2-5,0
Fleo (final espigado)	3,0-8,0	2,0-4,0	1,0-2,0	10,0-30,0	0,1-2,0
Maíz (grano pastoso)	2,0-4,7	1,6-3,0	0,8-2,5	5,0-14,0	0,1-0,5

Calcio

El forraje de gramíneas contiene, en general, mucho menos Ca que el de leguminosas (se dan valores medios de 3,7 frente a 14,2 g/kg entre las especies de clima templado); las tropicales tienen inferior contenido (figura 7.13). El contenido de Ca de las hojas es, por término medio, más del doble que el de los tallos. A medida que la planta madura se acentúan las diferencias entre hojas y tallos en favor de las primeras, aunque la concentración global de Ca del forraje no varía de un modo claro. Esta concentración depende de la cantidad de Ca intercambiable en el suelo y del nivel de otros elementos en el mismo, como el N y el K; no obstante, al añadir Ca al suelo, en general, se consiguen escasos resultados (excepto en suelos muy empobrecidos). Los efectos de los fertilizantes N y K no resultan uniformes. En períodos de crecimiento activo de las plantas la concentración de Ca suele bajar (es menor en primavera que en otoño), pero no siempre es así.

Fósforo

Las gramíneas tienen menor concentración de P que las leguminosas (2,7 g/kg frente a 3,2 g/kg) y las tropicales mayor que las de clima templado. Las diferencias entre especies del mismo grupo son, en general, pequeñas. En un mismo forraje, no suele haber diferencias de contenido entre

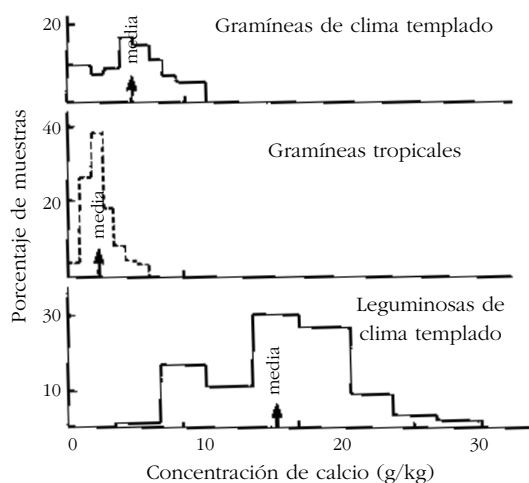


Figura 7.13. Concentración de calcio en gramíneas y en leguminosas (MINSON, 1990).

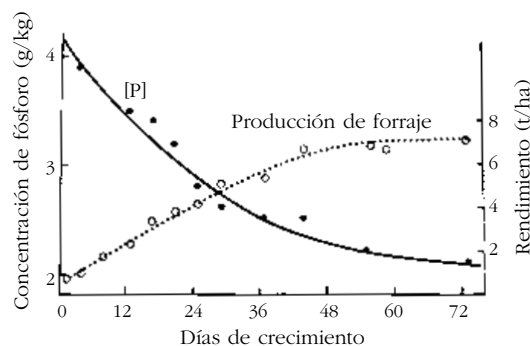


Figura 7.14. Evolución de la concentración de fósforo, [P], en el forraje de gramíneas de clima templado al avanzar el estadio y aumentar la producción de forraje (MINSON, 1990).

hojas y tallos, si bien las inflorescencias suelen acumular más P que el resto de la planta. La concentración de P baja al madurar la planta y aumentar la producción de MS/ha (figura 7.14). La riqueza del suelo en P disponible y la fertilización fosfórica del mismo favorecen la concentración de P del forraje; por el contrario, la aplicación de N al suelo disminuye dicho contenido.

Magnesio

En general, las gramíneas de clima templado contienen menos Mg que las leguminosas y que las gramíneas tropicales (valores medios de 1,8 g/kg frente a 2,6 y 3,6 g/kg, respectivamente), aunque se han encontrado grandes diferencias entre especies. Las hojas contienen más Mg que los tallos, mientras que no se han obtenido resultados concluyentes respecto al efecto del estadio de madurez de la planta. La concentración de Mg del forraje varía según el contenido de Mg del suelo, aumenta con la fertilización nitrogenada y disminuye con la potásica; está correlacionada positivamente con la temperatura.

Sodio

Los forrajes pueden dividirse entre los que acumulan Na y los que no lo acumulan. Los primeros suelen contener suficiente sodio para cualquier tipo de producción animal, mientras que los no acumuladores contienen, en general, insuficiente Na para el ganado. Entre las gramí-

neas hay especies y cultivares con distinto comportamiento (figura 7.15). Por otra parte, la concentración de Na disminuye al aumentar la madurez de la planta. Los niveles de Na y de K del suelo afectan (positiva y negativamente) al contenido de Na de las plantas acumuladoras de sodio, pero no al de las plantas no acumuladoras. Un abonado nitrogenado abundante, si se aplica sin fertilización potásica, contribuye a aumentar la concentración de Na del forraje.

Cobre

El contenido de Cu es menor en el forraje de gramíneas que en el de leguminosas de clima templado. No se han podido establecer claras diferencias entre especies, pero sí entre cultivares de la misma especie, en cuanto a su contenido de Cu. Las hojas contienen más Cu que los tallos, diferencia que puede ser importante en pastoreo, si el ganado selecciona las hojas. La concentración de Cu decrece con la madurez de la planta y también al aumentar el N y el P del suelo, si éste es pobre en Cu. El encharcamiento ejerce una influencia indirecta, porque contribuye a aumentar la concentración de Mo, el cual, a su vez, reduce la absorción de Cu por el ganado.

Yodo

En general, el nivel de yodo de los forrajes es insuficiente para las necesidades del ganado. Su concentración varía sobre todo con el tipo de suelo y presenta los valores más bajos en suelos arenosos y aluviales con bajo contenido de materia orgánica. La fertilización con yodo sólo tiene efectos temporales y no suele practicarse; el abonado con nitrógeno reduce el nivel de yodo, que también tiende a decrecer con la edad de la planta.

Zinc

Aunque las gramíneas de clima templado contienen ligeramente menos zinc que las leguminosas o que las gramíneas tropicales, se han encontrado grandes diferencias entre especies y cultivares. Las hojas contienen mayor concentración de Zn que los tallos, pero aquella no es afectada por el estadio de madurez, ni por el clima. La aplicación de fertilizante Zn y N aumenta la riqueza en zinc del forraje.

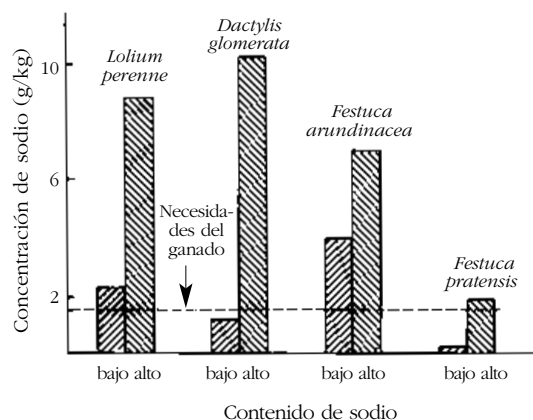


Figura 7.15. Contenido de sodio de cuatro especies de gramíneas pratenses, mostrando valores extremos entre genotipos (MINSON, 1990).

Manganeso

No se han establecido claramente deficiencias en Mn en ganado que pasta; los forrajes, en general, tienen contenido suficiente en dicho elemento. Se presentan grandes diferencias entre especies (el maíz es más rico que las pratenses), pero no entre hojas y tallos, ni debidas al estadio.

Selenio

La concentración de Se en el forraje depende del nivel de disponibilidad en el suelo de dicho elemento. Si éste es elevado, todos los forrajes pueden absorber Se hasta niveles que resulten tóxicos para el ganado, sobre todo las plantas acumuladoras de Se, entre las que no se encuentran las gramíneas cultivadas. No obstante, está mucho más extendida y tiene mayor importancia económica la carencia de Se que su exceso. La carencia puede corregirse añadiendo al suelo pequeñas cantidades de dicho elemento.

Cobalto

La concentración de Co de los forrajes depende del nivel de su disponibilidad en el suelo, que puede ser muy bajo en suelos arenosos no fertilizados. Las deficiencias se pueden corregir aportando Co, siempre que el suelo no contenga un exceso de Mn, ya que altos niveles de éste perjudican la absorción de aquél por la planta.

7.2.5. Otros componentes químicos

En las células de los forrajes, además de la lignina, existen otras sustancias que tienen por objeto proteger a la planta contra los elementos del medio y defenderla de los herbívoros. La presencia de estas sustancias, en general, reduce el valor nutritivo del forraje, convirtiéndolo en poco apetecible, o incluso en repulsivo o venenoso. Estos productos suelen ubicarse en las vacuolas de las células.

Aunque los componentes más nocivos se encuentran en las dicotiledóneas, los principales grupos que pueden afectar al valor alimenticio de las gramíneas son los siguientes: taninos, cutina, alcaloides, glucósidos cianógenos y sílice.

Taninos

Los taninos constituyen un grupo diverso de compuestos fenólicos que se caracterizan porque afectan al sabor del producto y porque reducen la disponibilidad de las proteínas, puesto que tienen la facultad de precipitarlas. Su efecto más destacado sobre la dieta es la reducción de la ingestión, pero pueden tener efectos tóxicos directos.

En general, pueden combinarse con las proteínas y formar complejos más o menos insolubles, no atacables por los microorganismos del rumen, pero diluibles por los ácidos del intestino y entonces tener un positivo efecto *by-pass*. También pueden actuar como inhibidores de diversas enzimas (por ejemplo, de las celulasas).

La mayor parte de las gramíneas cultivadas no contiene taninos. No obstante, todavía se encuentran en: 1) el grano de trigo «rojo» (los taninos, localizados en el pericarpio, dan esta coloración al grano), 2) el grano de cebada y 3) el grano de sorgo, resistente a los pájaros.

El nivel de taninos en la planta, que puede ser controlado genéticamente, está relacionado con las condiciones de su desarrollo y aumenta como respuesta de la planta a las dificultades del medio (ataque de hongos, *stress*, etc.).

Al secar los forrajes, se favorece la unión de los taninos con las proteínas y la formación de complejos no atacables en el rumen.



Figura 7.16. Planta de sorgo que muestra una cutícula impregnada de ceras. El sorgo se caracteriza también por la presencia de taninos en su grano y de durrina en las hojas de las plantas jóvenes.

Cutina

La cutina es la parte indigerible de la cutícula de las hojas y tallos que actúa como barrera impermeable para los microorganismos digestores. Para la planta tiene un papel protector y facilita la conservación del agua; también puede impregnarse de sílice.

La cutina está compuesta por dos fracciones:

1. Las *ceras*, productos de excreción constituidos por lípidos complejos que recubren la pared externa de las células epidérmicas. Últimamente han adquirido gran importancia para caracterizar la familia botánica y la especie y se usan como marcadores (alcanos) en estudios de digestibilidad.
2. Otra fracción formada por compuestos polimerizados, estrechamente asociada con la lignina. Constituye la principal fracción indigerible de los tejidos hojosos no lignificados. En la cáscara de los granos se asocia a la lignina y provoca pérdidas de digestibilidad que no pueden ser atribuidas sólo a aquel componente (tabla 7.13).

Tabla 7.13
 Contenidos de lignina (según Van Soest y al permanganato) y cutina (expresados como porcentaje del contenido en paredes celulares) de algunos alimentos fibrosos (VAN SOEST, 1994).

Producto	Pared celular	Lignina		Cutina	Digestibilidad "in vitro" (1)
		(% MS)LAD	KMnO ₄		
Fleo	65	11	16	0,9	54
Paja de trigo	81	9	14	0,2	58
Cáscara de arroz(2)	77	18	9	9	0

(1) Corregida para el contenido de cutina

(2) Contiene 22,9% de sílice

LAD = Lignina ácido detergente

Alcaloides

Los alcaloides integran un amplio grupo de compuestos, caracterizados por tener N en su molécula, que pueden presentar actividad farmacológica (y resultar tóxicos) e inhibir la digestión.

En las gramíneas destaca la presencia de:

- La *perlolina*, alcaloide de las festucas, más importante en la plantas jóvenes que en las adultas. Limita la digestión e inhibe la acción de los microorganismos del rumen; como consecuencia de ello, se reduce la ingestión voluntaria de forraje (capítulo 10).
- La *indolalquilina*, en *Phalaris*. Se trata de un alcaloide próximo al ácido lisérgido (LSD), que es potencialmente tóxico para los herbívoros y que se asocia a menor ingestibilidad.

El nivel de alcaloides en la planta, como el de taninos, puede reducirse por selección genética.

Glucósidos cianógenos

Estos compuestos tienen una estructura general común (figura 7.17). Por acción enzimática o por la actividad de los microorganismos del rumen, se descomponen y liberan ácido cianhídrico.

El ejemplo más importante entre las gramíneas lo constituye la *durrina*, glucósido del sorgo y del pasto del Sudán. Las hojas de las plantas jóvenes presentan las concentraciones máximas, mientras que en vainas y tallos el contenido se reduce considerablemente. Las variedades tipo pasto del Sudán tienen menores concentraciones que las de tipo sorgo.

El contenido de durrina de los sorgos es afectado por los factores ambientales: el frío, la sequía

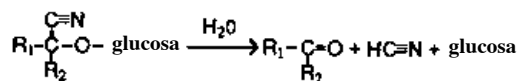


Figura 7.17. Estructura de un glucósido cianógeno. En la durrina el radical R₁ es un *p*-hidroxifenil y el radical R₂ es H (adaptada de VAN SOEST, 1994).

y el abonado nitrogenado lo favorecen, mientras que el abonado fosfórico y el estiércol contribuyen a reducirlo. No obstante, el medio más importante para reducir la toxicidad debida a este glucósido es la selección genética.

Sílice

El silicio se encuentra en la membrana de las células epidérmicas de las gramíneas en forma de sílice (óxido de silicio hidratado u ópalo) y actúa como elemento estructural. En otros casos está en los pelos y bordes de hojas, actuando como elemento de defensa de la planta.

Aunque el Si parece favorecer el metabolismo de los hidratos de carbono, por cuya razón puede utilizarse como abono en caña de azúcar, en los forrajes el sílice reduce la digestibilidad de las paredes celulares, afecta a la palatabilidad y los forrajes resultan más abrasivos, y en algunos casos estimula la rumia.

El nivel de sílice del forraje depende mucho del tipo de suelo. La disponibilidad de Si en éste es el factor que afecta en mayor medida a su contenido en las plantas: puede variar desde 0,5-1% de la materia seca en las hojas de las gramíneas de clima templado hasta 8-9% en las cultivadas en zonas semiáridas.

7.3. Métodos de análisis de la composición química de los forrajes

Los métodos tradicionales de análisis de los forrajes se desarrollaron para estimar el valor nutritivo del producto para la producción animal y tienden a clasificar las sustancias en grupos relacionados con sus características nutricionales y su disponibilidad. Para ello los métodos analíticos de serie que se adopten deben ser precisos y simples, aunque puedan ser criticados por su significación biológica o nutricional.

El *análisis de los principios inmediatos*, desarrollado en Weende (Alemania) hace más de 100 años para estimar el valor nutritivo con carácter general, constituye el sistema de análisis de forrajes más ampliamente usado y comprende un conjunto de análisis simples, reconocidos y aplicados universalmente, para determinar los contenidos de:

- *materia seca* (**MS**)
- *materias minerales* o cenizas (**MM**)
- *materias nitrogenadas* totales o *proteína bruta* (**PB**)
- *materias grasas* o *extracto etéreo* (**EE**)
- *glúcidos*, éstos últimos separados entre:
 - = la fracción *fibra bruta* (**FB**)
 - = los *extractivos no nitrogenados* (**ENN**).

Con el paso de los años, los métodos analíticos para la determinación de los principios inmediatos se han ido modificando. Con el objeto de unificar criterios, se han establecido diversas propuestas de métodos oficiales de análisis, entre las que destacan:

1. Los métodos oficiales de la AOAC (*Association of Official Analytical Chemists*), que constituyen la principal referencia metodológica a nivel mundial.
2. Las normas oficiales de la CE, publicadas en el «Diario Oficial de las Comunidades Europeas» y, en su caso, adaptadas y publicadas en el BOE español.

No obstante, en nuestro país no se ha presentado, hasta la fecha, ninguna propuesta sobre métodos oficiales para el análisis de forrajes, aunque existen, entre otros muchos, métodos oficiales para el análisis de piensos y sus primeras materias

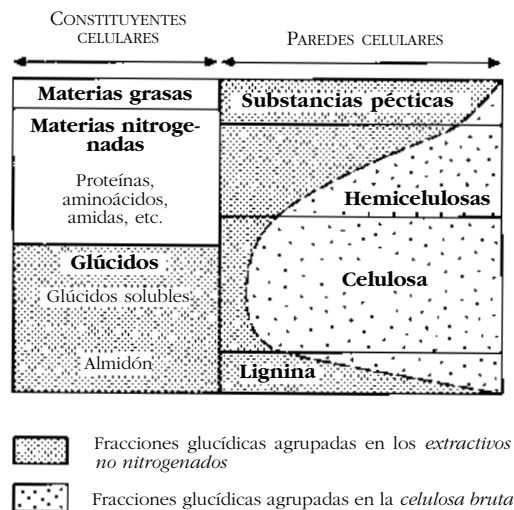


Figura 7.18. Esquema de los componentes de la materia orgánica de los alimentos y su fraccionamiento por el método de los principios inmediatos (SAUVANT, 1988).

(MAPA, 1993). Cabe destacar, a este respecto, el esfuerzo realizado por diversos laboratorios bajo la coordinación del Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA), para armonizar las técnicas analíticas utilizadas en el análisis de forrajes (Muñoz y col., 1995).

La determinación del contenido en membranas celulares (fibras), tanto por su trascendencia como por la dificultad de su análisis, ha sido motivo de múltiples propuestas analíticas; entre todas ellas, el *sistema de Van Soest* es el que se ha impuesto, y constituye en sí mismo un hito de la investigación sobre forrajes de los últimos 30 años (apartado 7.3.1).

La determinación de las proteínas sigue realizándose siguiendo el esquema clásico propuesto por Kjeldhal, mejorado y automatizado en sucesivas aproximaciones (AOAC, 1990). No obstante, la profundización del conocimiento de la utilización del nitrógeno por los rumiantes (apartado 8.2.1) impone la necesidad de disponer de nuevos métodos analíticos para determinar diversos componentes proteicos.

En este sentido, el *método de Cornell*, recientemente propuesto por Van Soest y sus colaboradores (apartado 7.3.4), permite valorar por métodos analíticos (tabla 7.15) las distintas fracciones proteicas, y también glucídicas, de los forrajes.

Además de la determinación de los principios inmediatos y de su fraccionamiento, existen *procedimientos específicos* destinados a medir componentes químicos simples que pueden ser usados para describir mejor el perfil nutritivo de un forraje: azúcares solubles, sacarosa, almidón, urea, nitrógeno amoniacal, nitratos y nitritos, determinados minerales, taninos, etc. (véase AOAC, 1990).

Finalmente, hay que destacar la aparición, a partir de 1970, de una técnica analítica revolucionaria: la *espectrofotometría de la reflectancia en el infrarrojo cercano* (NIRS), que constituye otro hito de la investigación sobre forrajes del último cuarto de siglo.

7.3.1. Determinación de las fibras

La fibra bruta de Weende

Aunque ninguno de los principios analíticos en que se basa el método de Weende se corresponda estrictamente con un compuesto químico puro o uniforme, el mayor inconveniente de dicho método está en la división de los carbohidratos y consiguiente utilización de la FB para la estimación de los glúcidos menos digestibles (figura 7.18).

Para la determinación de la fibra bruta o celulosa bruta, se somete la muestra, sucesivamente, a dos ataques en caliente: primero por un ácido mineral diluido y después por una base diluida. El residuo así obtenido se denomina «celulosa bruta» o «fibra bruta» (tabla 7.14). Los tratamientos apli-



Figura 7.19. Fibertec en la Facultat de Veterinària de la UA de Barcelona para la determinación de las fibras.

cados solubilizan y/o hidrolizan la casi totalidad de los contenidos celulares (en particular las proteínas y las materias grasas), pero también parte de la celulosa, las pentosanas (hemicelulosas) y la lignina. Los compuestos parietales solubilizados se integran, con los glúcidos solubles y el almidón, en los extractivos no nitrogenados.

Por tanto, la «fibra bruta» es un residuo compuesto esencialmente de celulosa, acompañada de lignina, de hemicelulosas y de materias nitrogenadas. Puede considerarse una estimación por exceso de la celulosa. Constituye, asimismo, un criterio de estimación de la lignina, pero las relaciones entre fibra bruta y lignina difieren, no solamente entre gramíneas y leguminosas, sino también entre especies de gramíneas.

Aunque la determinación de la fibra bruta según el método de Weende se ha mantenido como método de análisis oficial en la CE (existe una gran cantidad de información sobre la misma), actualmente, en forrajes, tiende a ser reemplazada por los análisis de Van Soest, método oficial en Estados Unidos desde el año 1975.

Tabla 7.14

Esquema del método de Weende para la determinación de la fibra bruta (adaptada de GIGER y POCHET, 1987).

1. Pesaje de una muestra seca de 3 gramos : P₀.
2. Ebullición durante 30 min. con 200 ml de **solución de ácido sulfúrico 0,255 N**.
Filtración y lavado del residuo.
3. Ebullición durante 30 min. con 200 ml de **solución de sosa 0,313 N**.
Filtración y lavado del residuo.
4. Secado a 130 °C. Pesaje: P₁.
5. Mineralización a 550 °C. Pesaje: P₂.

$$FB (\%MS) = (P_1 - P_2) * 100/P_0$$

El sistema de Van Soest

Dada la importancia que tienen los componentes de las paredes celulares sobre la digestibilidad del forraje, el *método de Van Soest y Wine* (1967) tiende a imponerse de una manera general como método químico para el análisis de los componentes parietales de los forrajes (figura 7.20), ya que permite cuantificar las diversas fracciones constituyentes de las paredes, que en orden decreciente de importancia ponderal son:

- la *fibra neutro detergente (FND)* o fracción que representa al conjunto de las paredes celulares;
- la *fibra ácido detergente (FAD)*, que representa la fracción lignocelulosa;
- la *lignina ácido detergente (LAD)* o lignina.

La determinación de la celulosa y de las hemicelulosas puede hacerse a partir de los valores anteriores, por medio de las fórmulas siguientes:

$$* \text{ celulosa} = \text{FAD} - \text{LAD}$$

$$* \text{ hemicelulosas} = \text{FND} - \text{FAD}$$

En la figura 7.21 se comparan las fracciones analíticas obtenidas en la determinación de los glúcidos según el método de Weende o bien a partir de los análisis de Van Soest.

La **FND** contiene la mayor parte de las paredes celulares, pero también residuos de otros constituyentes y cenizas. Entre los compuestos contaminantes puede contener almidón. Por ello,

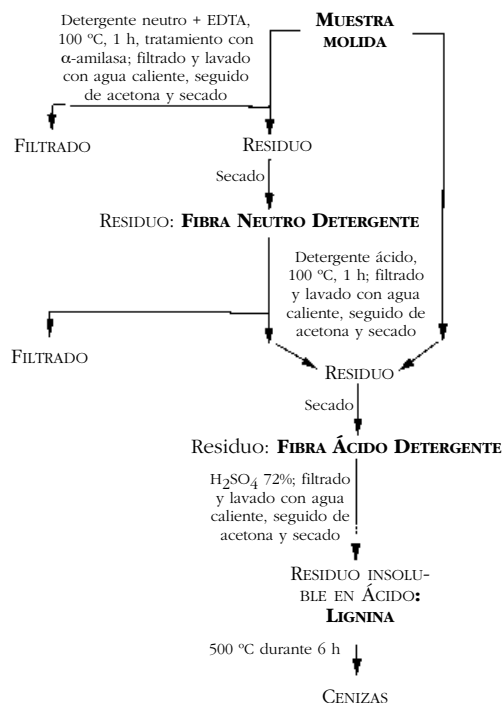


Figura 7.20. Diagrama esquemático del sistema de análisis con detergentes (adaptada de MOORE y HATFIELD, 1994).

el método primitivo fue corregido introduciendo la utilización de α -amilasas para la determinación de la FND (Robertson y Van Soest, 1977).

Contenido celular (56%)					Membranas celulares (44%)			
Proteína bruta	Cenizas	Grasa bruta	Carboidratos	Ácidos orgánicos	Hemicelulosa	Lignina	Celulosa	Van Soest
8	4	4	32	8	20	4	20	
Proteína bruta	Cenizas	Grasa bruta	Extractivos no nitrogenados			Fibra bruta		Weende
8	4	4	63			21		

Figura 7.21. Composición química del maíz ensilado, según el método de Weende y el sistema de Van Soest (adaptada de DEINUM y STRUIK, 1986).

La FND no representa más que una fracción de las paredes celulares, ya que los polisacáridos más solubles han sido disueltos. No obstante, para propósitos relacionados con la determinación del valor nutritivo de los forrajes, constituye el método más apropiado para aislar los componentes de la pared celular.

Cuando se requieren determinaciones más precisas, existen otros métodos más indicados para aislar el conjunto de las paredes celulares, así como para fraccionar los diversos componentes de las mismas (Moore y Hatfield, 1994).

La **FAD** representa una fracción de la membrana celular útil para separar los principales componentes de la misma. Contiene toda la celulosa, la mayor parte de la lignina, una fracción variable de hemicelulosas y sustancias pécticas y una parte de minerales.

La FAD presenta valores algo superiores a la FB (se disuelve menos lignina), pero está muy correlacionada con ella para una familia vegetal dada, lo que resulta lógico puesto que ambas representan una estimación de celulosa más lignina. Al ser su determinación mucho más rápida y fácil que la de la FB, la ha desplazado como método de análisis.

Para la medición de la **lignina** de los forrajes se han propuesto diversos métodos basados, en su mayor parte, en la técnica desarrollada por Klason para el análisis de la madera. A falta de un conocimiento profundo de las ligninas de los forrajes, todos los métodos son empíricos. La LAD de Van Soest y Wine da valores demasiado bajos para los forrajes de gramíneas muy lignificadas. La lignina al permanganato da valores más elevados y, en general, resulta más satisfactoria que la LAD. Una discusión de los diversos métodos propuestos para el análisis de la lignina puede encontrarse en Giger-Reverdin (1995) y en Van Soest (1994).

7.3.2. Determinación de la proteína

Dado que todo el nitrógeno contenido en los forrajes es potencialmente utilizable por el rumiante (apartado 8.2.1), es importante obtener una correcta determinación del mismo. Esta estimación se realiza por el método de Kjeldahl: se somete una muestra a digestión controlada (hirviéndola con



Figura 7.22. Kjeltec, aparato para la determinación de la proteína por el método de KJELDAHL.

ácido sulfúrico concentrado con ayuda de un catalizador) para convertir el N en NH_4^+ ; posteriormente se añade sosa, se destila y valora.

A pesar de la universal aceptación del método de Kjeldahl, con frecuencia se obtienen diferencias importantes en los análisis procedentes de distintos laboratorios al valorar la proteína de los alimentos para el ganado (Muñoz y col., 1995), imputables a diversas causas: tipo de catalizador utilizado, correcta determinación del factor de la solución del ácido utilizado en la valoración final, etc.

Además del nitrógeno total, los nuevos sistemas de valoración proteica de los forrajes imponen la determinación del nitrógeno no proteico, la degradabilidad de la proteína y el contenido del alimento en carbohidratos que permitan la fijación del amoníaco en forma de bacterias en el rumen (apartados 7.3.4 y 8.2.1).

En determinadas situaciones, puede ser importante cuantificar el contenido en nitratos y en nitritos de los forrajes, lo que se realiza extra-yéndolos con soluciones de cloruro de cadmio y de bario, reduciendo el nitrato a nitrito y midiendo este último colorimétricamente (AOAC, 1990).

7.3.3. Determinación de los glúcidos no estructurales

La extracción y determinación de los glúcidos solubles se pueden realizar por diversos métodos, en función del tipo de carbohidrato presente y del grado de precisión deseado.

Dado que la utilización por el animal de los carbohidratos no estructurales es prácticamente completa (apartado 7.2.1), en estudios sobre la calidad de los forrajes, muy a menudo, se determinan aquéllos globalmente, tras extraerse usando soluciones ácidas o enzimas para hidrolizar el almidón.

Cuando se pretende separar los diversos grupos de glúcidos solubles, se procede de la siguiente manera:

1. Se trata con etanol del 80% (o de mayor concentración si hay fructanos) para separar los *azúcares* libres: glucosa, fructosa y sacarosa. Dichos azúcares se pueden fraccionar y cuantificar mediante técnicas cromatográficas (HPLC).
2. El *almidón* se extrae, generalmente, por hidrólisis ácida o enzimática (es preferible por su especificidad), a partir del residuo anterior.
3. Los *fructanos* son muy solubles y pueden extraerse fácilmente con agua a partir del residuo anterior. La concentración de fructanos puede determinarse por hidrólisis con ácido diluido y su fraccionamiento y cuantificación mediante técnicas cromatográficas.

7.3.4. El método de Cornell

Recientemente, Van Soest y colaboradores suyos han propuesto un nuevo método para determinar la composición química de los alimentos para el ganado vacuno mediante análisis químicos de laboratorio estandarizados (tabla 7.15). En dicho método se asume que los alimentos están compuestos por proteínas, carbohidratos, grasas, cenizas y agua. Tanto las materias nitrogenadas como los carbohidratos son subdivididos en distintas fracciones (tabla 7.17).

El fraccionamiento de los carbohidratos y de las materias nitrogenadas se basa en su composición química, sus características físicas, su degradabilidad ruminal y su digestibilidad postruminal.

Tabla 7.15
Determinaciones analíticas propuestas en el método de Cornell para evaluar los alimentos para el ganado vacuno (SNIFFEN y col., 1992).

Determinación	Referencia
1. Materia seca	AOAC, 1980
2. FND (fibra neutro detergente)	Van Soest y col., 1991
3. Lignina	Van Soest y col., 1991
4. Nitrógeno total (Kjeldhal)	AOAC, 1980
5. Proteína soluble	Krishnamoorthy y col., 1983
6. Proteína insoluble	Van Soest y col., 1991
7. Cenizas	AOAC, 1980
8. Extracto etéreo	AOAC, 1980
9. Carbohidratos no estructurales	Por diferencia

Se ha tenido en cuenta que los ritmos de degradación de los alimentos por los microbios ruminales condicionan totalmente su utilización por el propio rumiante.

Los **carbohidratos** se dividen, según su ritmo de degradación, en:

1. *Rápidamente degradados* o azúcares solubles (fracción A).
2. *Medianamente degradados* o almidón (fracción B1).
3. *Lentamente degradados* o carbohidratos de la pared celular (fracción B2).
4. Carbohidratos de la pared *no degradables*. (fracción C).

Entre las **materias nitrogenadas totales** se distinguen 3 fracciones:

1. *Nitrógeno no proteico* (NNP) o fracción A.
2. La *proteína verdadera* (fracción B), dividida, a su vez, en tres fracciones analíticas, según su ritmo de degradación ruminal:
 - Fracción B1, o *proteína rápidamente degradable* en el rumen.
 - Fracción B2, fermentada en el rumen, pero que en parte puede escapar, según su velocidad de tránsito y la rapidez de la digestión.
 - Fracción B3, que es la *proteína degradada lentamente* en el rumen y está asociada a las paredes celulares.

Tabla 7.16

Ecuaciones para el cálculo de las diversas fracciones proteicas de un alimento (A, B1, B2, B3 y C) propuestas en el método de Cornell (SNIFFEN y col., 1992).

$$\begin{aligned} \mathbf{A} \text{ (\%PB)} &= \mathbf{NNP} \text{ (\%Psol)} * \mathbf{0,1} * \mathbf{Psol} \text{ (\%PB)} \\ \mathbf{B1} \text{ (\%PB)} &= \mathbf{Psol} \text{ (\%PB)} - \mathbf{A} \text{ (\%PB)} \\ \mathbf{C} \text{ (\%PB)} &= \mathbf{PIAD} \text{ (\%PB)} \\ \mathbf{B3} \text{ (\%PB)} &= \mathbf{PIND} \text{ (\%PB)} - \mathbf{PIAD} \text{ (\%PB)} \\ \mathbf{B2} \text{ (\%PB)} &= \mathbf{100} - \mathbf{A} \text{ (\%PB)} - \mathbf{B1} \text{ (\%PB)} - \mathbf{B3} \text{ (\%PB)} - \mathbf{C} \text{ (\%PB)} \end{aligned}$$

NNP = nitrógeno no proteico; **PIAD** = proteína insoluble en ácido detergente; **PIND** = proteína insoluble en neutro detergente; **Psol** = proteína soluble.

- El *nitrógeno no disponible* (fracción C), que es la proteína insoluble en detergente ácido y corresponde a la proteína asociada a la lignina, a complejos con taninos y los productos de Maillard.

En las tablas 7.16 y 7.18 se presentan las ecuaciones propuestas para la obtención de las distintas fracciones proteicas y glucídicas, respectivamente, a partir de los análisis de referencia (tabla 7.15).

Tabla 7.17

Fracciones glucídicas y proteicas en algunos productos derivados de gramíneas (SNIFFEN y col., 1992).

Producto	Carbohidratos				Fracciones proteicas				
	FND (%MS)	Lignina (%FND)	CNE (%MS)	Almidón (%CNE)	PB (%MS)	Psol (%PB)	PIAD (%PB)	NNP (%Psol)	PIND (%PB)
Forrajes zona templada									
Heno de gramíneas									
espigado	67,0	7,5	1,06,0	9,1	25,0	6,1	96,0	31,0	
madurez	72,0	12,5	1,0	6,0	7,0	25,0	6,5	96,0	31,0
Ensilaje de maíz									
45% grano	41,0	7,3	-	100	9,0	45,0	7,9	100,0	16,4
35% grano	46,0	8,7	-	100	8,6	50,0	8,0	100,0	16,0
25% grano	52,0	9,6	-	100	8,3	55,0	8,5	100,0	16,0
Forrajes zona tropical									
Heno de festuca									
espigado	67,0	7,5	1,0	6,0	12,1	25,9	8,9	25,4	34,2
madurez	70,0	10,0	1,0	6,0	9,2	25,9	8,9	25,4	34,2
Heno de <i>Bermuda grass</i>									
	70,0	8,6	1,0	6,0	10,0	25,9	8,9	25,4	34,2
Ensilaje de maíz									
40% grano	45,0	9,0	-	100	9,2	45,0	7,9	100,0	16,4
25% grano	55,0	10,9	-	100	8,1	50,0	8,0	100,0	16,0
Granos y subproductos de cereales									
Cebada	19,0	10,5	4,0	90	13,0	17,0	6,4	29,4	8,0
Maíz	9,0	11,0	2,0	90	10,1	11,0	5,0	70,0	15,0
Trigo molido	16,0	6,3	2,0	90	16,0	30,0	2,0	25,0	4,0
Salvado	37,0	5,9	2,0	90	18,4	40,0	2,6	30,0	4,0
<i>Corn gluten feed</i>	45,0	2,1	-	100	25,6	49,0	2,1	100,0	7,8
<i>Corn gluten meal</i>	14,0	7,1	-	100	65,9	4,2	2,0	71,4	11,0

FND = fibra neutro detergente; **CNE** = carbohidratos no estructurales; **PB** = proteína bruta; **NNP** = nitrógeno no proteico; **Psol** = proteína soluble; **PIAD** = proteína insoluble en ácido detergente; **PIND** = proteína insoluble en neutro detergente.

Tabla 7.18

Ecuaciones para el cálculo de las diversas fracciones glucídicas de un alimento (A, B1, B2 y C) propuestas en el método de Cornell (SNIFFEN y col., 1992).

$$\begin{aligned} \mathbf{CT} \text{ (\%MS)} &= \mathbf{100} - \mathbf{PB} \text{ (\%MS)} - \mathbf{EE} \text{ (\%MS)} - \mathbf{Cenizas} \text{ (\%MS)} \\ \mathbf{C} \text{ (\%CT)} &= \mathbf{100} * \mathbf{FND} \text{ (\%MS)} * \mathbf{0,01} * \mathbf{Lignina} \text{ (\%FND)} * \\ &\quad \mathbf{2,4/CT} \text{ (\%MS)} \\ \mathbf{B2} \text{ (\%CT)} &= \mathbf{100} * \mathbf{FND} \text{ (\%MS)} - \mathbf{PIND} \text{ (\%PB)} * \mathbf{0,01} * \mathbf{PB} \text{ (\%MS)} - \\ &\quad \mathbf{FND} \text{ (\%MS)} * \mathbf{0,01} * \mathbf{Lignina} \text{ (\%FND)} * \mathbf{2,4/CT} \text{ (\%MS)} \\ \mathbf{CNE} \text{ (\%CT)} &= \mathbf{100} - \mathbf{B2} \text{ (\%CT)} - \mathbf{C} \text{ (\%CT)} \\ \mathbf{B1} \text{ (\%CT)} &= \mathbf{Almidón} \text{ (\%CNE)} * \mathbf{(100 - B2} \text{ (\%CT) - C} \\ &\quad \text{(\%CT))} / \mathbf{100} \\ \mathbf{A} \text{ (\%CT)} &= \mathbf{(100 - Almidón} \text{ (\%CNE))} * \mathbf{(100 - B2} \text{ (\%CT) -} \\ &\quad \mathbf{- C} \text{ (\%CT))} / \mathbf{100} \end{aligned}$$

CT = carbohidratos totales; **CNE** = carbohidratos no estructurales; **FND** = fibra neutro detergente; **PIND** = proteína insoluble en neutro detergente.

Los datos expuestos en la tabla 7.16 suministran información interesante sobre el comportamiento de los distintos productos de gramíneas en la alimentación de los rumiantes. Pero para que el método de Cornell sea validado se necesitan algunos años y muchas experiencias (Broderik, 1994).

7.3.5. La espectrometría de reflectancia en el infrarrojo cercano

A la metodología tradicional por vía húmeda se ha sumado como medio de estimación rápida de la composición química de los forrajes la utilización de la **espectrometría de reflectancia en el infrarrojo cercano** (NIRS).

Esta técnica se basa en que las sustancias orgánicas absorben radiaciones del infrarrojo cercano (longitudes de onda entre 700 y 2500 nm) en diferente medida para cada longitud de onda, según su composición química o, mejor dicho, según el tipo de enlaces presentes en sus moléculas.

El desarrollo instrumental de la técnica se debe a Karl H. Norris, que en los años 1960 empezó a explorar sus posibilidades. En el año 1970 se inicia la comercialización de los primeros instrumentos destinados al análisis de granos. En 1976 se establecieron las primeras bases para su aplicación al análisis de forrajes y alimentos (Norris y col., 1976; Shenk y Hoover, 1976).

A partir de 1980 tiene lugar un desarrollo espectacular de esta técnica, relacionado con el instrumental, las aplicaciones analíticas, los programas para tratamiento de los datos, las técnicas de calibración y la comprensión de los espectros, pero es necesario todavía mejorar la calibración, abaratar el precio de los instrumentos e incrementar la sofisticación de los programas sin que requieran expertos para su uso (Shenk y Westerhaus, 1994).

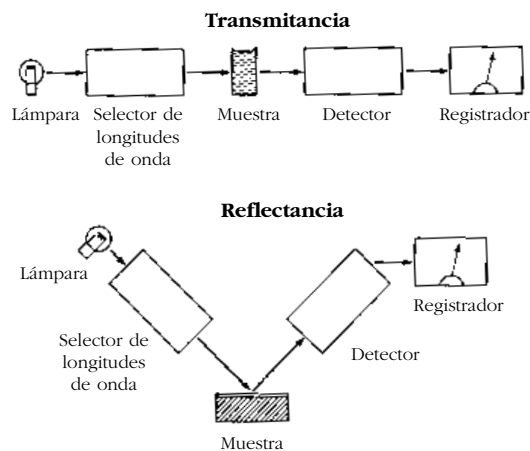


Figura 7.23. Esquema de la configuración básica de un espectrofotómetro NIRS (Osborne y Fearn, 1986).

Un equipo NIRS presenta cinco componentes básicos (figura 7.23):

- Una fuente de energía radiante.
- Un mecanismo para la selección de longitudes de onda. Pueden ser de filtros o monocromadores.
- Un sistema para presentación de la muestra (sólida -molida o entera-, líquida, etc.).
- Un detector que convierte la energía radiante en señales eléctricas.
- Un procesador de la señal o registrador.



Figura 7.24. Espectrómetro de reflectancia en el infrarrojo cercano, NIR-Systems 6250, en el Laboratori Agroalimentari de Cabrils (Barcelona), compuesto por un emisor-detector de reflectancia, un microprocesador acoplado al mismo y un programa de software.

Los registros se recogen en un microprocesador acoplado al espectrofotómetro y son tratados por medio de un programa de software.

Cuando un rayo de luz incide sobre la muestra, ésta absorbe una cantidad de energía que puede ser expresada por la ley de Lambert-Beer como:

$A = \log_{10} (1/R)$ o bien $A = \log_{10} (1/T)$
siendo:

A = la absorbancia aparente.

R = la reflectancia o relación entre la energía emergente de la muestra y la energía incidente sobre la misma.

T = la transmitancia.

La medición de la absorbancia o de la transmitancia para distintas longitudes de onda da lugar a una curva de absorción característica, el llamado *espectro de absorción* (figura 7.25).

Para caracterizar un producto se pueden medir las absorbancias relativas para diversas longitudes de onda y establecer sistemas de ecuaciones que relacionen estas absorbancias con características determinadas de aquél.

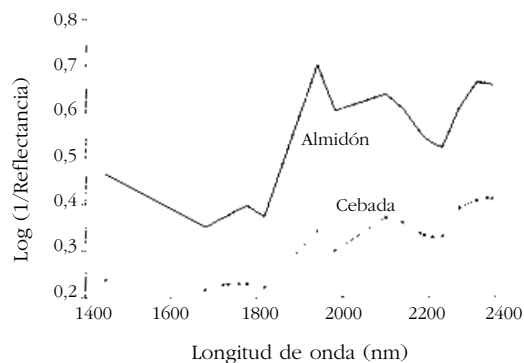


Figura 7.25. Espectros de absorción de forraje de distintas especies de cereales de invierno inmaduros y del almidón (Pujol, 1990).

Antes de poder obtener predicciones de la composición química de cualquier sustancia orgánica por medio de esta técnica, debe realizarse una calibración de predicción del espectrofotómetro, procediendo según se indica esquemáticamente en la tabla 7.19.

Tabla 7.19

Procedimiento a seguir para realizar la calibración de predicción del espectrofotómetro de reflectancia en el infrarrojo cercano (adaptada de MURRAY, 1986).

1. **Seleccionar** las muestras para la calibración de tal modo que cumplan las siguientes características:
 - ser muestras *representativas* del producto a analizar
 - abarcar un *amplio* rango de valores
 - presentar una distribución *equilibrada* de la composición química
 - haber realizado *análisis precisos* por vía húmeda.
2. **Tomar** los espectros de las muestras y, a partir de los análisis de referencia, aplicar una regresión múltiple por sucesivas aproximaciones, para seleccionar las ecuaciones apropiadas (longitudes de onda y coeficientes correspondientes).
Al seleccionar tales ecuaciones es necesario tener en cuenta que el coeficiente de correlación o determinación, el error estándar y la distribución de colas (figura 7.26 B) sean adecuados.
3. **Validar** las ecuaciones seleccionadas con un grupo de muestras independientes de las utilizadas para la calibración, cuyos análisis por vía húmeda se hayan realizado previamente, y comprobar que al comparar los valores obtenidos por NIR y los procedentes del análisis por vía húmeda se obtengan coeficientes de correlación y errores estándar adecuados.
4. Tratar de **explicar** la ecuación obtenida para cada determinación analítica en función de las longitudes de onda seleccionadas.

A partir de muestras (en número que varía desde un mínimo próximo a las 50 hasta más de 100) cuyos espectros hayan sido almacenados y cuya composición química haya sido establecida mediante análisis por vía húmeda, se seleccionan, por medio de un programa de software propio de cada sistema, las longitudes de onda que den mejor correlación con cada componente químico. Así se establece, para cada determinación analítica (Y), una ecuación de regresión múltiple del tipo:

$$Y = a_0 + a_1X_1 + a_2X_2 + a_3X_3 + \dots$$

en la cual a_0 , a_1 , a_2 , etc. son los coeficientes que se introducen en el programa y X_1 , X_2 , X_3 , etc. las absorbancias aparentes a las longitudes de onda seleccionadas.

Introducidos los coeficientes correspondientes, se podrán obtener predicciones analíticas de una muestra cada 1 ó 2 minutos, con la particularidad de que pueden obtenerse al mismo tiempo estimaciones de cuantas determinaciones analíticas se hayan conseguido calibrar.

Las principales ventajas de esta técnica analítica son la rapidez, la sencillez en el pretratamiento de las muestras, la no destrucción de las mismas, la capacidad para realizar múltiples análisis a la vez y la precisión en las determinaciones.

La precisión de las estimaciones es excelente para determinar la humedad y la proteína y algo inferior para los constituyentes parietales (véase la tabla 7.20). La predicción de la lignina es peor porque el método de referencia es menos preciso.

Tabla 7.20
Estadísticos obtenidos en la predicción NIRS de la proteína bruta, la fibra neutro detergente y la fibra ácido detergente de muestras de tallos de maíces semiexóticos de dos años distintos (ALBANELL y col., 1995).

Componente	R ²	Sec*
Proteína bruta	0,92	0,35
Fibra neutro detergente	0,90	1,01
Fibra ácido detergente	0,90	0,87

* error estándar de calibración

El principal inconveniente que presenta actualmente es que se trata de un método analítico de apoyo y que las calibraciones deben hacerse a partir de análisis realizados según métodos de referencia (vía húmeda). Se trataría de predecir directamente la digestibilidad y la ingestibilidad del forraje (Poppi, 1996), obviando la predicción de los componentes químicos usados en las ecuaciones de predicción.

En los primeros 25 años de su historia la técnica NIRS ha pasado desde la simple medición de la humedad del grano de trigo hasta el análisis de forraje verde situado en el campo, usando un sofisticado aparato apoyado en un potente programa de ordenador. Ha crecido, en suma, de modo paralelo a como lo ha hecho la industria electrónica y la quimiometría.

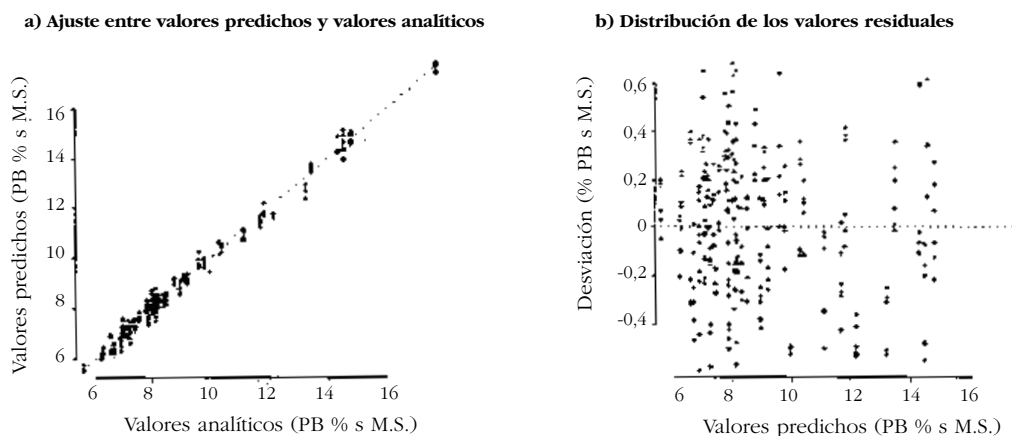


Figura 7.26. Representación del resultado de la calibración para predicción de la proteína bruta con el espectrofotómetro de reflectancia en el infrarrojo cercano InfraAlyzer 450 (Bran + Luebbe) (PUJOL, 1990).

7.9. Bibliografía

- ALBANELL, E., PLAIXATS, J., FERRET, A., BOSCH, LL. Y CASAÑAS, F., 1995. «Evaluation of near-Infrared reflectance spectroscopy for predicting stover quality trait in semi-exotic populations of maize». *J. Sci. Food Agric.*, 69, 269-273.
- * AOAC, 1990. *Official methods of analysis* (15th ed.). Association of Official Analytical Chemists, Washington DC.
- BOUCHET, J.P. y GUEGUEN, L., 1981. «Constituents minéraux majeurs des fourrages et des aliments concentrés». En *Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants*. INRA Publ., Versailles, Francia, 189-202.
- * BRODERIK, G.A., 1994. «Quantifying forage protein quality». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 200-228.
- CHERNEY, J.H. y MARTEN, G.C., 1982. «Small grain crop forage potential: II. Interrelationships among biological, chemical, morphological and anatomical determinants of quality». *Crop Sci.*, 22, 240-245.
- CRAMPTON, E.W., DONEFER, E. y LLOYD, L.E., 1960. «A nutritive value index for forages». *J. Amer. Sci.*, 19, 538-544.
- DEINUM, B. y STRUIK, P.C., 1986. «Improving the nutritive value of forage mais». En O. Dolstra y P. Meidema (ed.), *Breeding of silage mais*. Pudoc, Wageningen, Holanda, 77-90.
- DEMARQUILLY, C., 1981. «Stratégie d'utilisation de l'analyse des fourrages». En *Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants*. INRA Publ., Versailles, Francia, 213-216.
- DEMARQUILLY, C. y ANDRIEU, J., 1988. «Les fourrages». En R. Jarrige (ed.), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA, Paris, 315-335.
- * DEMARQUILLY, C., GRENET, E. y ANDRIEU, J., 1981. «Les constituents azotés des fourrages et la prévision de la valeur azotée des fourrages». En *Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants*. INRA Publ., Versailles, Francia, 129-154.
- DEMARQUILLY, C. y WEISS, P., 1970. *Tableaux de la valeur alimentaire des fourrages*. Étude SEI, n° 42. INRA, Versailles, Francia.
- * GIGER, S. y POCHE, S., 1987. «Méthodes d'estimation des constituents pariétaux dans les aliments destinés aux ruminants». *Bull. Tech. CRZV Theix*, INRA, 70, 49-60.
- * GIGER-REVERDIN, S., 1995. «Review of the main methods of cell wall estimations: interest and limits for ruminants». *Anim. Feed Sci. Technol.*, 55, 295-334.
- GILLET, M., 1980. *Les graminées fourragères*. Gauthier-Villars. Bordas. Paris.
- GRENET, E. y DEMARQUILLY, C., 1987. «Rappels sur la digestion des fourrages dans le rumen (parois) et ses conséquences». En C. Demarquilly (ed.), *Les fourrages secs: récolte, traitement, utilisation*. INRA, Paris, 141-162.
- * JARRIGE, R., 1981. «Les constituents glucidiques des fourrages: variations, digestibilité et dosage». En *Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants*. INRA Publ., Versailles, Francia, 13-40.
- * JARRIGE, R., GRENET, E., DEMARQUILLY, C. y BESLE, J.M., 1995. «Les constituants de l'appareil végétatif des plantes fourragères». En R. Jarrige, Y. Ruckebusch, C. Demarquilly, M.-H. Farce y M. Journet (ed.), *Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion*. INRA, Paris, 25-82.
- KRISHNAMOORTHY, U.C., SNIFFEN, C.J., STERN, M.D. y VAN SOEST, P.J., 1983. «Evaluation of a mathematical model of digesta and in vitro simulation of rumen proteolysis to estimate the rumen undegraded nitrogen content of feedstuffs». *Br. J. Nutr.*, 50, 555.
- MAPA, 1993. *Métodos oficiales de análisis. Tomo I*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Dirección General de Política Alimentaria. Madrid.
- MCCAIG, T.N. y CLARKE, J.M., 1982. «Seasonal changes in nonstructural carbohydrate levels of wheat and oats grown in a semiarid environment». *Crop Sci.*, 22, 963-970.
- MERCIER, J.R. y IGLESIS, M., 1992. *Estudi microscòpic del procés de lignificació en tiges de cereals*. Treball Final Carrera. Escola Superior d'Agricultura. Barcelona.

- * MINSON, D.J., 1990. *Forage in ruminant nutrition*. Academic Press, Inc., San Diego, California, EUA.
- * MOORE, J.E., 1994. «Forage quality indices: Development and application». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 967-998.
- * MOORE, J.E. y HATFIELD, R.D., 1994. «Carbohydrates and forage quality». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 229-280.
- MUÑOZ, F., ARGAMENTERÍA, A. y ANDUEZA, D., 1995. «Cadena de análisis interlaboratorial de alimentos para el ganado». *ITEA*, 91A (3), 129-160.
- * MURRAY, I., 1986. «Near infrared reflectance analysis of forages». En W. Haresign y D.J.A. Cole (ed.), *Recent Advances in Animal Nutrition*, Butterworths, Londres, 141-156.
- NORRIS, K.H., BARNES, R.F., MOORE, J.E. y SHENK, J.S., 1976. «Predicting forage quality by infrared reflectance spectroscopy». *J. Anim. Sci.*, 43, 889-897.
- PHIPPS, R.H., 1980. «A review of the carbohydrate content and digestibility value of forage maize grown in the cool climate conditions of the U.K. and their relevance to animal production». En W.G. Pollmer y R.H. Phipps (ed.), *Improvement of quality traits of maize for grain and silage use*. Martinus Nijhoff Publishers, La Haya, 291-313.
- POPPI, D.P., 1996. «Predictions of food intake in ruminants from analyses of food composition». *Aust. J. Agric. Res.*, 47, 489-504.
- PUJOL, M., 1990. *Evolución de la composición morfológica y en principios nutritivos de cereales de invierno utilizados como forraje*. Tesis doctoral. Universitat Politècnica de Catalunya. Lleida.
- REEVES III, J.B., 1987. «Lignin and fibre compositional changes in forages over a growing season and their effects on *in vitro* digestibility». *J. Dairy Sci.*, 70, 1583-1594.
- ROBERTSON, J.B. y VAN SOEST, P.J., 1977. «Dietary fibre estimation in concentrate feedstuffs». *J. Anim. Sci.*, 45, 254.
- SAUVANT, D., 1988. «Composition et analyse des aliments». En R. Jarrige (ed.), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA, París, 305-314.
- SHENK, J.S. y HOOVER, M.R., 1976. «Infrared reflectance spectrocomputer design and application». En *Advances in automated analysis*. Proc. 7th Technicon Int. Cong., Tarrytown, Nueva York, 122-125.
- * SHENK, J.S. y WESTERHAUS, M.O., 1994. «The application of near infrared reflectance spectroscopy (NIRS) to forage analysis». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 406-449.
- * SNIFFEN, C.J., O'CONNOR, J.D., VAN SOEST, P.J., FOX, D.G. y RUSSELL, J.B., 1992. «A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: II. Carbohydrate and protein availability». *J. Anim. Sci.*, 70, 3562-3577
- * VAN SOEST, J.P., 1994. *Nutritional ecology of the ruminant*. 2a. ed. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York.
- VAN SOEST, P.J., ROBERTSON, J.B. y LEWIS, B.A., 1991. «Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition». *J. Dairy Sci.*, 74, 3583-3597.
- VAN SOEST, P.J. y WINE, R.W., 1967. *Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. The determination of plant cell wall constituents*. J.A.O.A.C. 50, 50-55.
- WILLEMIN, M., 1973. «Valeur alimentaire des fourrages». *Cultivar*, Supl. n° 45, 1-11.

8. Valor nutritivo de las gramíneas

Aunque los forrajes aportan al ganado, además de energía y proteínas, diversos minerales y vitaminas que deben ser tenidos en cuenta en la valoración de los mismos, el valor nutritivo de un forraje, como característica intrínseca del mismo, es expresado fundamentalmente por su **valor energético**, que representa el conjunto de la materia orgánica (básicamente la aportación de los carbohidratos y de las proteínas), y por su **valor proteico**, o capacidad para satisfacer las necesidades de proteínas del ganado.

El valor nutritivo de un forraje está determinado por:

1. La *concentración* de nutrientes que contiene.
2. La *digestibilidad* de tales nutrientes.
3. La naturaleza de los productos finales de la digestión y la *eficiencia* con que son utilizados los nutrientes digeridos.

8.1. Energía

El ganado aprovecha tan sólo una parte de la energía total o *energía bruta* (EB) que contienen

los forrajes, la denominada *energía neta* (EN), tal como se pone de manifiesto en la figura 8.1:

1. Una parte de la energía se pierde por el hecho de no ser digerida y transformada en *energía digestible* (ED). De hecho, el término ED no se corresponde exactamente con la energía digestible sino que es la diferencia entre la EB del alimento y la EB excretada en las heces.
2. Aparecen nuevas pérdidas de energía por la orina y por formación de metano, restando la *energía metabolizable* del alimento (EM). Aunque la nueva diferencia tampoco corresponde exactamente a la energía disponible para ser utilizada por el animal, cuantitativamente coincide con bastante exactitud con ella.
3. Las pérdidas de EM por extracalor o incremento térmico se expresan por el coeficiente *k*, que representa la eficiencia con que es utilizada la energía metabolizable para cada función fisiológica del animal.

De este modo, la EN se puede expresar mediante la siguiente ecuación:

$$EN = EB * dE * (EM/ED) * k \quad [1]$$

siendo *dE* la digestibilidad de la energía.

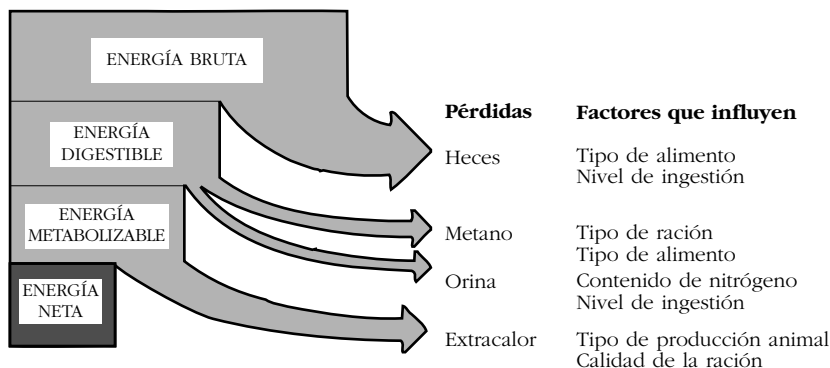


Figura 8.1. Esquema de las diferentes etapas de la utilización de la energía de los alimentos por los rumiantes (adaptada de VERMOREL, 1988 y de VAN DER HONING y ALDERMAN, 1988).

8.1.1. Factores que influyen en las pérdidas de energía de los forrajes consumidos por los rumiantes

Los avances técnicos realizados en los últimos 30 años para medir el intercambio de calor que experimentan los rumiantes (nuevas cámaras respiratorias, técnicas de despiece de la canal para valorar la composición corporal, uso del deuterio para estimar el agua corporal y, en consecuencia, la grasa y la proteína, etc.) han permitido comprender mejor los factores que afectan a la eficiencia en la utilización de la energía metabolizable de los alimentos. Otro avance decisivo lo ha constituido el desarrollo de nuevos sistemas de valoración energética de los alimentos, basados todos ellos en el uso del concepto de energía neta (Garrett y Johnson, 1983).

En la tabla 8.1 se reproduce una cuantificación de las sucesivas pérdidas de energía de los alimentos consumidos por los rumiantes y el rango de variación de las mismas para distintas condiciones. Las pérdidas energéticas más importantes son en forma de heces y en forma de incremento térmico. En el primer caso es, también, cuando se presenta un mayor rango de variación.

El contenido de **energía bruta** (EB) de un ali-mento depende de su composición química:

- 4.200 kcal/kg MO para los glúcidos
- 5.700 kcal/kg MO para las proteínas
- 9.200 kcal/kg MO para las grasas

y se determina por medio de bombas calorimétricas.

En los forrajes, los valores de la EB varían entre 4.575 y 5.050 kcal/kg MO. Para forrajes frescos y henos pueden ser previstos con bastante exactitud en función del tipo de forraje y su contenido proteico; en cambio, la medición y la previsión de la EB de los ensilados es más compleja y resulta menos precisa.

Las **pérdidas de energía por las heces**, representadas por el coeficiente dE de la ecuación [1], pueden ser estimadas con relativa facilidad midiendo la digestibilidad de los alimentos (dMO, capítulo 9). En el sistema de valoración del INRA, por ejemplo, se han establecido correlaciones entre la dE y la dMO (tabla 8.2).

Dichas pérdidas varían considerablemente según la composición química de la dieta, sobre todo según su contenido de componentes estructurales y la naturaleza de éstos. Por ello se consideran pérdidas relacionadas con las características del forraje.

Tabla 8.1
Pérdidas energéticas del alimento consumido por un rumiante en función del tipo de producción y rango de variación según la calidad de la dieta (GUADA, 1984).

	Destino de la energía	Como porcentaje de EB		Como porcentaje de EM	
		Valor medio	Rango de variación	Valor medio	Rango de variación
Energía bruta		100			
E. heces		30	20-50		
Energía digestible		70	50-80		
E. metano		8	6-10		
E. orina		5	3-7		
Energía metabolizable		57	40-70		
	m	17	14-17	30	36-25
Incremento térmico	l	22	18-22	38	44-33
	c	31	27-31	55	68-45
	g	50	37-55	87	93-79
	m	40	26-53	70	64-75
Energía neta	l	35	22-47	62	56-67
	c	26	13-39	45	32-55
	g	7	3-15	13	7-21

m = mantenimiento; l = lactación; c = cebo; g = gestación.

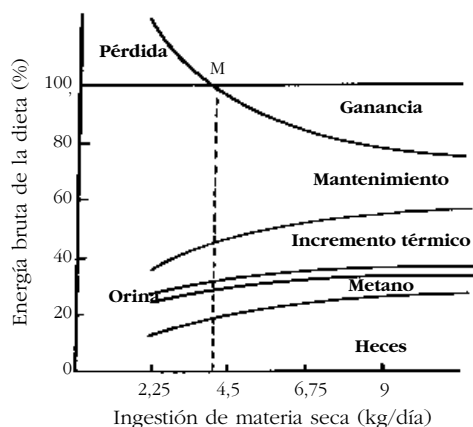


Figura 8.2. Evolución del porcentaje de pérdidas energéticas a medida que aumenta el nivel de ingestión de MS en vacas lecheras, basada en datos de Mitchell y Hamilton del año 1932 (adaptada de VAN SOEST, 1994).

Las pérdidas fecales, sin embargo, varían también según el nivel de ingestión (figura 8.2), puesto que la digestibilidad de un forraje disminuye al aumentar el nivel de ingestión del animal (capítulos 9 y 10). Aunque generalmente se admite que aquella disminución es mayor en las raciones de menor digestibilidad, se ha comprobado que no siempre sucede así.

En resumen, las pérdidas fecales dependen de la digestibilidad de los alimentos y del nivel de ingestión del animal, e incluso se suelen presentar efectos asociativos, en el sentido de que la incidencia del nivel de ingestión puede variar al hacerlo la digestibilidad de la dieta.

Tabla 8.2. Ecuaciones de correlación entre dE y dMO en diversos productos de gramíneas, usadas en el sistema de valoración INRA (DEMARQUILLY y col., 1989).

Tipo de forraje	Ecuación	r	n
Forraje verde	$dE = 0,957 \text{ dMO} - 0,07 \pm 0,6$	0,995	59
Heno	$dE = 0,985 \text{ dMO} - 2,56 \pm 0,6$	0,985	31
Pajas	$dE = 0,985 \text{ dMO} - 2,95 \pm 0,8$	0,996	48
Ensilado de hierba	$dE = 1,0263 \text{ dMO} - 5,72 \pm 0,8$	0,991	19
Ensilado de maíz	$dE = 1,001 \text{ dMO} - 2,86 \pm 0,7$	0,981	27

r = Coeficiente de regresión; n = número de muestras

Las pérdidas de energía por la **orina** y por formación de **metano** son menores que las fecales y representan una fracción bastante constante de la ED.

Las pérdidas por la orina pueden ser estimadas con bastante precisión a partir del contenido de proteínas de la dieta o bien pueden ser medidas, igualmente con bastante precisión, recogiendo la excreción urinaria. Al variar el nivel de ingestión se mantienen relativamente estables (figura 8.2).

Para la medición del metano se requiere una cámara de respiración, pero las pérdidas energéticas debidas a este proceso pueden ser estimadas razonablemente bien usando la ecuación presentada por Blaxter y Clapperton (1965):

$$CH_4 \text{ (Kcal/100Kcal EB)} = 3,67 + 0,62 \text{ dE (\%)} \quad [1]$$

La producción de metano aumenta con la digestibilidad de la dieta y disminuye al aumentar el nivel de ingestión (figura 8.2).

Puede concluirse, con muy poco error, que la EM representa un porcentaje fijo de la ED: 82% en el caso de los forrajes, 85% en el caso de los concentrados basados en mezclas de cereales.

El **incremento térmico** o **extracalor**, cuya estimación, a diferencia de los casos anteriores, exige disponer de complejos y costosos equipos calorimétricos, supone unas pérdidas de energía bruta tan importantes como las pérdidas fecales (figura 8.2).

Un animal pierde calor en función de su tamaño corporal (producción de calor de mantenimiento), del alimento que consume y del ritmo con que se forman sus tejidos o productos. También puede perder calor como consecuencia del movimiento que realiza y para adaptarse a los cambios climáticos (demanda de termorregulación).

La producción de calor asociada con el alimento (incremento térmico o extracalor) se debe a la ingestión, a la rumia, a las fermentaciones que tienen lugar en el rumen (6-8% del total), a la absorción de los nutrientes y a la creación de tejido muscular o de productos ganaderos (leche y lana, en rumiantes).

El incremento térmico varía según el plano de alimentación y según la calidad de la dieta:

1. Al aumentar el plano de alimentación, crece la producción de calor, pero en menor medida que el incremento de energía aportada al animal por el propio alimento y, por tanto, queda más energía disponible para ser retenida por aquél.

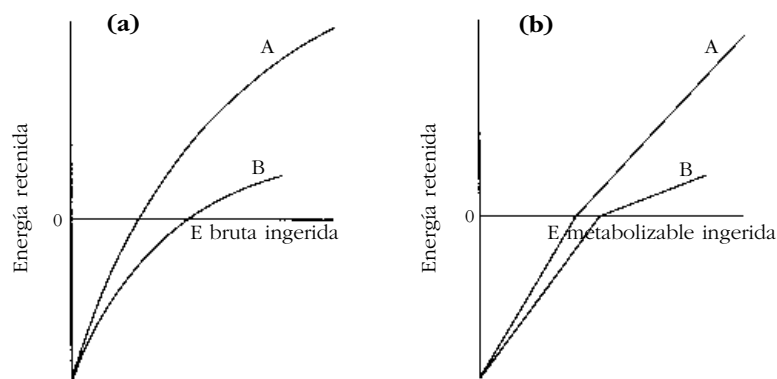


Figura 8.3. Variación de la energía retenida en función de la energía bruta ingerida (a) y de la energía metabolizable ingerida (b), para una dieta de alta calidad (A) y una dieta de baja calidad (B) (adaptada de THOMAS, 1988).

2. Una dieta de mayor calidad es mucho más eficiente que una dieta de baja calidad (figura 8.3).

La relación entre la energía retenida por el animal y la energía bruta de la dieta, representada en la figura 8.3 a, refleja: a) de un modo general, un cambio en la eficiencia de la digestión a medida que aumenta el plano de alimentación y b) en particular, una variación de ritmo en la eficiencia de la utilización de la energía, a partir del punto en que la energía retenida es positiva, es decir, al cambiar el destino de la misma del mantenimiento (oxidación) al metabolismo para la creación de tejido.

Cuando la energía suministrada por el alimento se expresa en función de la energía metabolizable, se puede substituir, sin gran error, la relación curvilínea por dos rectas con pendientes distintas, para antes y para después de alcanzar el nivel de mantenimiento (figura 8.3 b), cuyas pendientes representan los coeficientes k_1 de eficiencia en la utilización de la energía (apartado 8.1.2).

En efecto, la energía disponible para el animal es utilizada con distinta eficiencia según la función fisiológica a la que se destina: no tan sólo para mantenimiento y engorde, según se acaba de referir, sino también para la lactación o para la gesta-



Figura 8.4. Terneros engordados con pienso concentrado y paja de cereales: la aportación de fibra de la paja mejora la transformación del pienso concentrado.

ción. La lactación es un proceso fisiológico más eficiente que el cebo, pero menos que el mantenimiento; la gestación resulta ser el proceso que genera mayores pérdidas energéticas (tabla 8.1).

El hecho de que los coeficientes k_i para transformación de la energía metabolizable en energía neta varíen de modo diferente para cada producción (apartado 8.1.2, figura 8.6) y según la calidad de la dieta, plantea dos cuestiones relacionadas con la utilización de los forrajes:

- 1ª. Los forrajes no pueden ser substituidos entre sí en la misma proporción para cualquier tipo de producción, ya que la aportación de energía neta de los mismos depende de la función productiva a que se destinen y también de la concentración de fibra de la ración y del forraje en concreto. El reconocimiento de este hecho ha llevado a reemplazar los sistemas de valoración tradicionales por nuevos sistemas de valoración energética de los alimentos.
- 2ª. Aunque, por una parte, un elevado nivel de fibra de la ración implica menor eficiencia en la transformación de EM en EN, debido al aumento de pérdidas por extracalor (mayor tiempo de ingestión y de rumia, distinto equilibrio en ácidos orgánicos volátiles en el rumen con diferente eficiencia energética de las correspondientes reacciones metabólicas), por otra parte, la aportación de fibra a una dieta de concentrados mejora la transformación del alimento. Cabe preguntarse, por lo tanto, cuál es el nivel de fibra óptimo en una ración.

En la figura 8.5 se presentan los resultados de una experiencia realizada con vacas lecheras con dietas distintas (tabla 8.3), basadas en tres forrajes: alfalfa, maíz ensilado y «bermudagrass» (*Cynodon dactylon*). El nivel de fibra de la dieta que permite obtener la máxima producción es el mismo en los tres casos (36% de FND), lo que significa que los forrajes más fibrosos deben ser complementados con concentrados en mayor medida que los menos fibrosos. Pero, al mismo tiempo, se pone en evidencia que el mejor forraje (en este caso el heno de alfalfa) permite unos niveles de producción superiores a los otros dos, porque también es ingerido en mayor cantidad (capítulo 10).

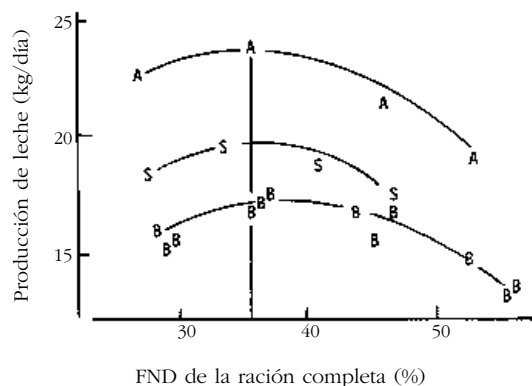


Figura 8.5. Relación entre la producción de leche y el contenido de fibra neutro detergente (FND) de la ración (concentrado más forraje), en vacas que consumen tres forrajes distintos: alfalfa (A), ensilado de maíz (S) y bermudagrass (B) (adaptada de VAN SOEST, 1994, a partir de MERTENS, 1983).

Tabla 8.3
Productividad de tres raciones distintas con base de alfalfa, silo de maíz y «bermudagrass» (*Cynodon dactylon*), con el mismo nivel de fibra, 36% de FND (adaptada de VAN SOEST, 1994, a partir de MERTENS, 1983).

	Alfalfa (1)	Ensilado de maíz (2)	«Bermudagrass» (3)
Concentrado (% sobre dieta total)	30	45	60
Ingestión voluntaria (kg/día)	24	20	19
Valor nutritivo estimado ración (TDN)	65	72	71
Después de descuentos a 3M (4)	61	65	62
Energía neta (kJ/kg)	6,28	6,74	6,40
Energía neta ingerida (kJ/día)	148	131	122
Producción leche al 4% (kg/día)	23	20	18

(1) Alfalfa: 46% FND y 58% TDN

(2) Silo de maíz: 55% FND y 65% TDN

(3) Bermudagrass: 70% FND y 55% TDN

(4) Los descuentos aplicados por la pérdida de digestibilidad del forraje al aumentar la ingestión del mismo han sido: 2,5% para la alfalfa, 4,5% para el ensilado de maíz y el concentrado y 10% para el «bermudagrass» por cada unidad de mantenimiento de ingestión voluntaria.

8.1.2. Los nuevos sistemas de valoración energética de los forrajes

En la década 1970-1980, la mayor parte de los países europeos reemplazaron los sistemas de valoración energética de los alimentos para el ganado hasta entonces vigentes.

Para la estimación del valor energético, en el sistema americano se atribuyen a cada alimento diferentes valores de EN para cada función fisiológica. En los sistemas europeos, en cambio, la energía metabolizable constituye la base para la estimación de la energía neta. Ésta se calcula aplicando a la EM unos coeficientes de eficiencia en la utilización de la energía, según el tipo de producción animal.

En cualquier caso, no obstante, se han debido resolver dos cuestiones:

- 1ª. ¿Cómo medir la energía metabolizable de los alimentos?
- 2ª. ¿Qué coeficientes aplicar a dicha EM para obtener la EN suministrada al animal productor?

Medición de la energía metabolizable

Para medir correctamente la EM de un alimento es necesario disponer de un calorímetro y controlar la producción de metano en un período mínimo de 24 horas. Dada la dificultad de practicar esta medición, se han desarrollado diversas ecuaciones para estimar la EM (tabla 8.4):

1. Suponiendo que las pérdidas por metano y

origina sean proporcionales a la ED (apartado 8.1.1): ecuación (1).

2. A partir de la materia orgánica digestible medida según el método de la digestibilidad *in vitro* (capítulo 9): ecuación (2).

3. Estableciendo ecuaciones de correlación del tipo:

$$\begin{aligned} \text{EM (kJ/kg de MS)} &= \\ &= a. \text{PBD} + b. \text{EED} + c. \text{FBD} + d. \text{ENND} + e \end{aligned}$$

obtenidas al comparar las medidas calorimétricas con los análisis químicos de las raciones y las heces, realizados según el método de Weende. Así se han obtenido distintas ecuaciones según el país: ecuaciones (3), (4) y (5).

La variabilidad de las ecuaciones propuestas pone de manifiesto la falta de precisión de la predicción a partir de los nutrientes digestibles, lo que se explica por las variaciones de los métodos de análisis, los alimentos utilizados para la predicción y los dispositivos experimentales.

Coefficientes de utilización de la energía metabolizable

La idea de calcular la EN del forraje a partir de su EM fue introducida por Blaxter en 1962 y, posteriormente, ha servido de base de los sistemas de valoración energética de los alimentos seguidos en la mayor parte de los países de la CE.

A efectos prácticos, para simplificar los sistemas de alimentación, se considera la eficiencia en la utilización de la EM por separado para mantenimiento (k_m), lactación (k_l), engorde o cebo (k_c) y crecimiento.

Tabla 8.4

Algunas de las ecuaciones propuestas para la estimación de la energía metabolizable (EM) de los forrajes para los rumiantes (adaptada de VAN DER HONING y ALDERMAN, 1988).

Ecuación	Fórmula	Referencia
(1)	EM = 0,81 ED	ARMSTRONG, 1964
(2)	EM (MJ/kg de MS) = 0,015 MOD (g /kg MS)	TILLEY y TERRY, 1963
(3)	EM (kJ/kg de MS) = 15,2 PBD + 34,2 EED + 12,8 FBD + 15,9 ENND	Sistema de valoración en el Reino Unido
(4)	EM (kJ/kg de MS) = 18,6 PBD + 41,9 EED + 18,6 FBD + 18,6 ENND - 1883	Sistema de valoración en USA
(5)	EM (kJ/kg de MS) = 23,9 PBD + 39,7 EED + 20,0 FBD + 17,4 ENND	Sistema de valoración en Francia

PBD = Proteína bruta digestible; **EED** = Extracto etéreo digestible; **FBD** = Fibra bruta digestible; **ENND** = Extractivos no nitrogenados digestibles.

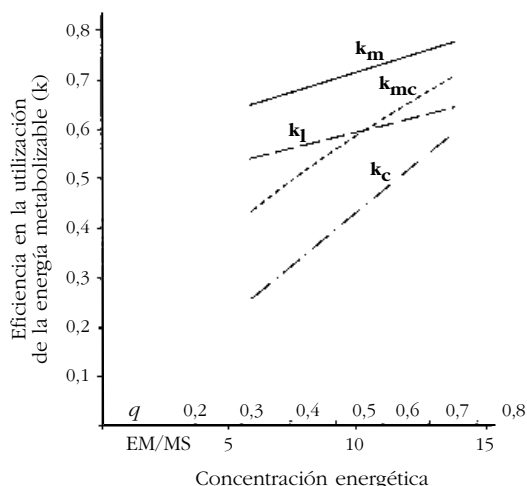


Figura 8.6. Utilización de la EM para mantenimiento (k_m), lactación (k_l), cebo (k_c) y mantenimiento + cebo (k_{mc}) en función de la concentración de EM en la MS y en la EB (VAN DER HONING y ALDERMAN, 1988).

Debido a la falta de suficiente conocimiento sobre la composición y la utilización de los nutrientes absorbidos por el ganado, las relaciones entre los coeficientes k_i y la energía metabolizable se establecieron a partir de los resultados de numerosos balances de energía.

Así, se obtuvieron ecuaciones que relacionan los coeficientes k_i con la calidad de la ración (medida por $q = EM/EB$), tales como las propuestas por Van Es (1975), que han constituido la base de los sistemas de valoración de los alimentos en la mayor parte de los países europeos, y que se representan, gráficamente, en la figura 8.6.

Teniendo en cuenta que k_m para el mantenimiento y k_l para la lactación tienen, aproximadamente, la misma pendiente, no se presentan mayores dificultades para calcular un coeficiente conjunto para la lactación y el mantenimiento correspondiente, expresado por medio de una función lineal.

No obstante, cuando se trata de combinar en un mismo coeficiente los de mantenimiento y cebo se obtienen funciones de tipo no lineal. Para solventar este último inconveniente se ha relacionado el k_{mc} con el nivel de producción (EN total/EN mantenimiento). Siguiendo la propuesta francesa, muchos países han adoptado

como nivel de producción el valor 1,5 y a partir de él se establecen los k_{mc} de los alimentos.

La exactitud en la predicción de k_l en función de q ($q = EM/EB$) es buena, según numerosas comprobaciones efectuadas a tal efecto. No obstante, la extrapolación a forrajes de media o de baja calidad ingeridos solos es dudosa.

La exactitud en la predicción de k_m y de k_c no es tan buena: se sobreestima la energía neta de los forrajes y se subestima la de las raciones mixtas.

En la tabla 8.5 se presentan los cálculos para la obtención del valor energético de los forrajes-

Tabla 8.5

Obtención del valor energético de los alimentos de los rumiantes según tres sistemas de valoración (adaptada de VAN DER HONING y ALDERMAN, 1988 y VERMOREL y col., 1987).

<p>1. Sistema inglés de la energía metabolizable (A.R.C., 1980)</p> <p>Cálculo de la EM:</p> <ol style="list-style-type: none"> Según la ecuación (3) de la tabla 8.3. A partir de la materia orgánica digestible: $EM = 0,81 \text{ ED}$. Midiéndola directamente con animales. Prediciéndola por análisis químicos y análisis <i>in vitro</i>, especialmente para forrajes de EM variable. <p>Eficiencia en la utilización de la energía</p> <p>$K_m = 0,72$</p> <p>$K_l = 0,62$</p> <p>$K_c = 0,18 \cdot EM/\text{kg MS}$</p> <p>2. Sistema USA de energía neta para vacas en lactación (N.R.C., 1978)</p> <p>$ENI \text{ (en Mcal)} = 0,703 \text{ EM} - 0,19$</p> <p>$ENI \text{ (en Mcal)} = 0,720 \text{ ED} - 0,51$</p> <p>$ENI \text{ (en Mcal)} = 0,0245 \text{ TDN}\% - 0,12$ (teniendo en cuenta que $1 \text{ kg TDN} = 4,409 \text{ Mcal ED}$)</p> <p>3. Sistema francés de unidades forrajeras leche y unidades forrajeras carne (Vermorel y col., 1987)</p> <p>$EB \text{ (kcal/kg MO)} = 4531 + 1,735 \text{ PB} + p$ para forrajes frescos (p variable según producto)</p> <p>o bien $EB = 3910 + 2,450 \text{ PB} + 169,6 \text{ pH}$ para ensilajes.</p> <p>$ED = EB \cdot dE$ (dE obtenida a partir de la DMO según ecuación, tabla 8.2)</p> <p>$EM = ED \cdot EM/ED$ $= ED (0,8417 - 0,000099 \text{ FB} - 0,000196 \text{ PB} + 0,0221 \text{ PA})$ PA = plano de alimentación</p> <p>$ENI = 0,6 = 0,24(q - 0,57) \text{ EM}$ siendo $q = EM/EB$</p> <p>$UFL = ENI/1700$</p> <p>$EN_{mc} = EM \cdot k_{mc}$ $k_{mc} = \frac{0,3358 q^2 + 0,6508 q + 0,005}{0,9235q + 0,2830}$</p> <p>$UFC = EN_{mc}/1820$</p>
--

para los rumiantes según los sistemas de valoración de tres países: Reino Unido, Estados Unidos y Francia. La diversidad y complejidad de los sistemas utilizados se explican por las diferencias de cultivos, alimentos y subproductos de cada país y también porque los métodos de producción y de alimentación del ganado son distintos.

La principal causa de inexactitud, al racionar o predecir la producción permitida por una dieta mediante los actuales sistemas de valoración, se encuentra en la estimación del contenido de EM de los alimentos. Esto, unido a la gran variabilidad del valor energético de los forrajes según las condiciones de producción, pone de manifiesto el riesgo que supone utilizar, en un país concreto, valores o fórmulas tomados de sistemas de valoración procedentes de países cuyas características productivas sean muy distintas a las propias.

En este contexto, la valoración del contenido de ED (es decir, la *digestibilidad*) de los alimentos producidos en nuestras condiciones constituye un campo de estudio no tan sólo fácilmente abordable sino también de especial interés. Se trata de un parámetro esencial en los actuales sistemas de valoración energética de los alimentos.

Por este motivo, en el capítulo 9 se desarrollan con mayor detalle los aspectos relacionados con la digestibilidad del forraje de las gramíneas.

8.1.3. Valor energético del forraje de las gramíneas según el sistema INRA de unidades forrajeras leche (UFL) y unidades forrajeras carne (UFC)

El sistema INRA de valoración energética de los forrajes (Vermorel, 1989) se basa, como todos los sistemas europeos, en la determinación de la energía metabolizable y de la eficiencia de su utilización para el mantenimiento, la lactación o el cebo. No obstante, se distingue de otros en dos aspectos:

1. En el cálculo de la *energía metabolizable*, obtenida a partir de la composición química del forraje, de la digestibilidad de la energía y de la relación EM/ED (tablas 8.2 y 8.5).
2. En que la *energía neta* no se expresa en



Figura 8.7. El contenido de energía neta del dactilo disminuye considerablemente desde el encañado hasta la floración.

Mcal/kg MS sino en unidades forrajeras (UFL y UFC), es decir, refiriéndola al kilogramo de cebada, como en el antiguo sistema escandinavo. Con ello se facilita la utilización de los valores obtenidos al comparar forrajes o raciones y las UF varían menos, con el plano de alimentación, ya que tanto el forraje como la cebada varían en el mismo sentido.

En la tabla 8.6 se presentan los valores de la energía bruta, la energía digestible, la energía metabolizable y la energía neta (en sus dos unidades de medida) según las tablas INRA de:

- a) una gramínea pratense (dactilo) y un cereal de invierno (trigo), en distintos estadios;
- b) las principales gramíneas utilizadas para forraje, en el mismo estadio (inicio de espigado);
- c) el maíz en los distintos estadios del período de maduración y
- d) el grano de cebada.

Tabla 8.6

Valores de la energía bruta, la energía digestible, la energía metabolizable y la energía neta del forraje de las principales gramíneas, según las tablas INRA (ANDRIEU y col., 1988).

Especie Estadio	Energía bruta Mcal/kgMS	E. digestible		E. metabolizable		Energía neta				
		<i>dE</i>	Mcal/kgMS	<i>EM/ED</i>	Mcal/kgMS	<i>k_l</i>	UFL	<i>k_{mc}</i>	UFC	
Dactilo										
Estadio hoja	4,40	0,75	3,28	0,83	2,72	0,61	0,98	0,63	0,94	
Estadio espiga a 10 cm	4,27	0,73	3,12	0,82	2,57	0,61	0,92	0,62	0,87	
Inicio de espigado	4,19	0,71	2,97	0,83	2,45	0,60	0,87	0,61	0,82	
Floración	4,23	0,56	2,38	0,81	1,93	0,57	0,65	0,53	0,56	
Segundo ciclo (6 semanas)	4,26	0,65	2,79	0,82	2,28	0,59	0,79	0,57	0,72	
Trigo										
Inicio de espigado	4,18	0,68	2,84	0,81	2,30	0,60	0,81	0,59	0,74	
Floración	4,28	0,60	2,57	0,81	2,08	0,60	0,74	0,59	0,67	
Grano lechoso-pastoso	4,30	0,58	2,51	0,82	2,07	0,57	0,69	0,54	0,61	
Grano pastoso	4,31	0,60	2,58	0,82	2,12	0,57	0,71	0,54	0,63	
Estadio inicio de espigado										
Raigrás italiano	4,19	0,70	2,93	0,84	2,46	0,60	0,87	0,61	0,82	
Raigrás inglés	4,29	0,73	3,15	0,83	2,62	0,61	0,94	0,63	0,90	
Dactilo	4,19	0,71	2,97	0,82	2,45	0,60	0,87	0,61	0,82	
Festuca elevada	4,12	0,65	2,68	0,82	2,20	0,59	0,76	0,58	0,70	
Fleo	4,27	0,64	2,73	0,82	2,23	0,59	0,77	0,57	0,70	
Avena	4,27	0,68	2,91	0,82	2,40	0,59	0,84	0,59	0,78	
Centeno	4,27	0,71	3,02	0,81	2,45	0,60	0,87	0,60	0,81	
Trigo	4,18	0,68	2,84	0,81	2,30	0,60	0,81	0,59	0,74	
Sorgo	4,25	0,61	2,59	0,81	2,11	0,58	0,72	0,55	0,64	
Maíz										
Grano lechoso	4,42	0,69	3,04	0,84	2,55	0,60	0,90	0,60	0,84	
Grano pastoso	4,43	0,69	3,06	0,84	2,57	0,60	0,91	0,59	0,84	
Grano vítreo	4,44	0,70	3,12	0,84	2,63	0,60	0,93	0,61	0,88	
Grano de cebada										
	4,43	0,84	3,72	0,84	3,12	0,63	1,16	0,67	1,15	

En dicha tabla se pone de manifiesto que:

1. La transformación de energía bruta en energía digestible presenta mayor variabilidad entre los distintos forrajes que las sucesivas transformaciones en energía metabolizable y en energía neta.
2. La evolución del contenido de EN de una gramínea forrajera es distinta a la de un cereal de invierno: mientras en la primera se produce un descenso notable de su valor energético desde el encañado hasta la floración, en el cereal el descenso es más atenuado, presentándose una estabilización o una ligera recuperación de la misma en los últimos estadios.
3. El valor energético del maíz a lo largo del período de maduración del grano tiende a aumentar, contrariamente a lo que sucede con las restantes gramíneas forrajeras.
4. El estadio puede tener mayor repercusión que la especie sobre el valor de la EN del forraje, aunque en el estadio de inicio de espigado, que recoge la tabla 8.6, la variabilidad entre especies es mayor que en estadios anteriores.
5. Las diferencias entre UFL y UFC se acentúan a medida que empeora la calidad del forraje, tal como se desprende, por otra parte, de la figura 8.6, ya que el coeficiente k_{mc} baja en mayor medida que el coeficiente k_l .

8.2. Proteína

8.2.1. Métodos de evaluación del valor proteico de los alimentos para los rumiantes

El sistema clásico de determinación del valor proteico (PBD o proteína bruta digestible) de los alimentos para los rumiantes se ha basado en la medición del nitrógeno que desaparece aparentemente en el tracto digestivo, para obtener el coeficiente de digestibilidad aparente de la PB; sin embargo, ha ignorado el papel central que tienen las fermentaciones microbianas en la digestión de las proteínas.

Desde el año 1977 se han publicado diversos nuevos sistemas de valoración de la proteína de los alimentos para los rumiantes. Todos ellos se basan en el análisis del metabolismo del N en el tracto gastro-intestinal de los rumiantes (figura 8.8). En efecto, los componentes nitrogenados de los alimentos son degradados, en mayor o menor medida según su naturaleza, por los microorganismos del rumen y transformados en proteína microbiana, la cual, junto con la proteína no

degradada, ingresa en el intestino delgado. Toda esta proteína de distinto origen podrá ser posteriormente hidrolizada por las proteasas del intestino y utilizada por el animal, constituyendo la proteína verdaderamente absorbida por éste.

Determinar el valor proteico de un alimento, que se expresa como la cantidad de aminoácidos absorbidos por el animal en el intestino delgado, implica llevar a cabo diversas mediciones o valoraciones, ya que:

1. La *proteína del alimento* depende de:
 - La degradabilidad en el rumen.
 - El contenido de aminoácidos de la proteína no degradada.
 - La digestibilidad en el intestino delgado de la proteína no degradada.
2. La *síntesis de proteína en el rumen* depende en gran medida de la energía disponible durante la fermentación ruminal. Posteriormente, es importante tener en cuenta el contenido de aminoácidos de la proteína microbiana y la digestibilidad de los mismos en el intestino.

Se trata, en suma, de cuantificar los diversos componentes considerados y de desarrollar métodos analíticos sencillos y seguros para su determinación.

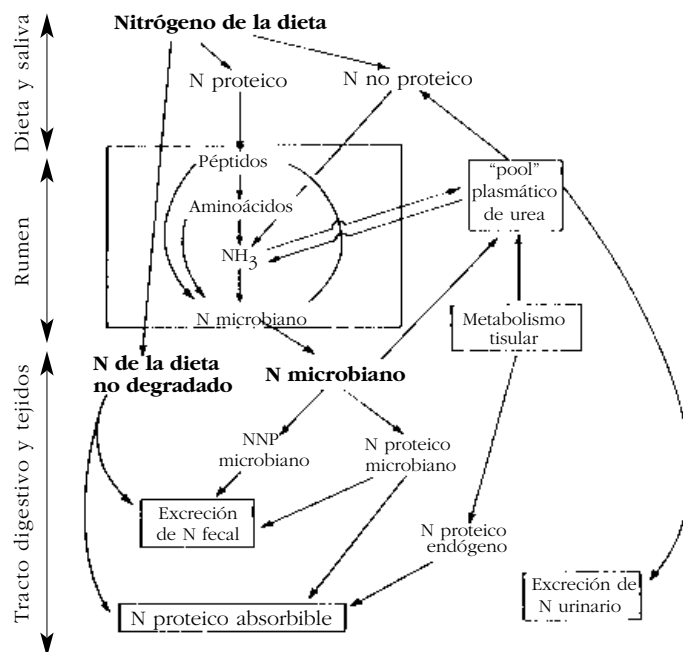


Figura 8.8. El metabolismo del nitrógeno en el rumiante (adaptada de BUTTERY, 1988, según LING).

Degradación de la proteína en el rumen

La importancia de la degradación de las materias nitrogenadas en el rumen depende de las características del alimento (degradabilidad) y de las condiciones en que tiene lugar la digestión ruminal (actividad proteolítica de los microbios y duración de la retención de los alimentos, esta última condicionada por la ración alimenticia).

La *degradabilidad* de la proteína, que depende de su propia naturaleza y estructura, así como de su ubicación y/o protección, puede ser medida en condiciones estándar por distintos métodos:

1. Método *in vivo*. Para ello se requiere medir directamente, en animales fistulizados, el flujo total de N en el intestino, el flujo intestinal de N microbiano y el N total ingerido. Se trata de una técnica muy especializada y costosa.
2. Métodos *in vitro*. Se basan en: a) la liberación de amoníaco al incubar la proteína con fluido ruminal o b) la determinación de la solubilidad de los compuestos nitrogenados, por ejemplo, con una solución tampón (primer sistema INRA).
3. Método de la degradabilidad *in sacco* o *in situ*, según la técnica de Ørskov y McDonald (1979). Véase el apartado 9.4.5. Aplicando esta técnica se obtienen curvas que muestran la cinética de la degradación del N (figura 8.9 a), a partir de las cuales, y teniendo en cuenta la velocidad de tránsito del alimento (figura 8.9 b), se puede determinar la degradabilidad efectiva del mismo por medio de la siguiente fórmula:



Figura 8.10. Saquitos de nilón utilizados para la determinación de la degradabilidad de la proteína en el rumen.

$$P = a + b * c / (c + k)$$

en la que a , b y c son los coeficientes de la ecuación que describe el ritmo de degradación de la proteína y k el coeficiente de la ecuación que expresa la velocidad de tránsito del alimento en el rumen (figura 8.9).

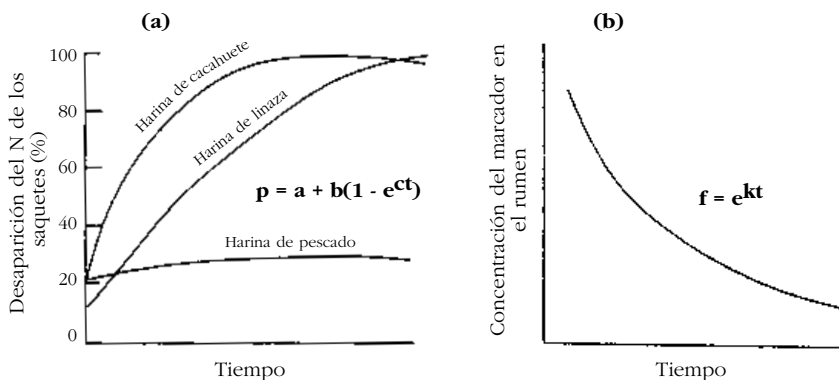


Figura 8.9. Ejemplos de curvas que describen la degradabilidad de la proteína, p , en el rumen (a) y la velocidad de tránsito, f , del alimento (b), según ØRSKOV y MILLER (1988).

Este último es el método más usado actualmente. No obstante, para la valoración rutinaria de los alimentos se requieren otros métodos más asequibles a los laboratorios de serie, que actualmente están en estudio:

- métodos enzimáticos, según la técnica expuesta por Aufrère y col. (1991), usada como método de laboratorio para la medición del N en el sistema PDI francés (apartado 8.2.2),
- determinación de la solubilidad de la proteína en diversos medios. Véase la tabla 7.17.

La degradabilidad de la proteína de los forrajes verdes y la de los ensilados directos es muy elevada. En cambio, la henificación y los tratamientos térmicos (deshidratado) o la aplicación de formaldehído contribuyen a disminuirla. El procesado del forraje (picado o granulado) también disminuye la degradabilidad de la proteína. De hecho, esta disminución se explica porque contribuye a aumentar el ritmo de paso del alimento, tal como muestra la figura 8.9 b. Por esta misma razón, en animales de gran producción aumenta la proporción de proteína no degradada en el rumen.

Síntesis de proteína microbiana

El N necesario para la formación de la proteína microbiana procede, principalmente, del NH_3 resultante del catabolismo de las proteínas del alimento (proteínas degradadas en el rumen), aunque también puede proceder de fuentes nitrogenadas no proteicas, como la urea (figura 8.8).

El desarrollo de los microorganismos ruminales depende, en gran medida, de la energía liberada por los alimentos al fermentar en el rumen, de tal modo que si la energía disponible es insuficiente, parte del amoníaco liberado puede perderse y formarse menor cantidad de proteína microbiana (figura 8.11). Por lo tanto, se establece una interdependencia entre la energía suministrada al animal y la síntesis de proteína microbiana, que tiene una importancia de primer orden en el metabolismo proteico de los rumiantes. Ello permite explicar por qué alimentos básicamente energéticos, como el maíz ensilado, tienen un valor proteico importante (tabla 8.9).

La fuente energética, expresada como materia orgánica fermentable (MOF), procede esencialmente de los carbohidratos que son fácilmente degradados en el rumen; en cambio, los lípidos

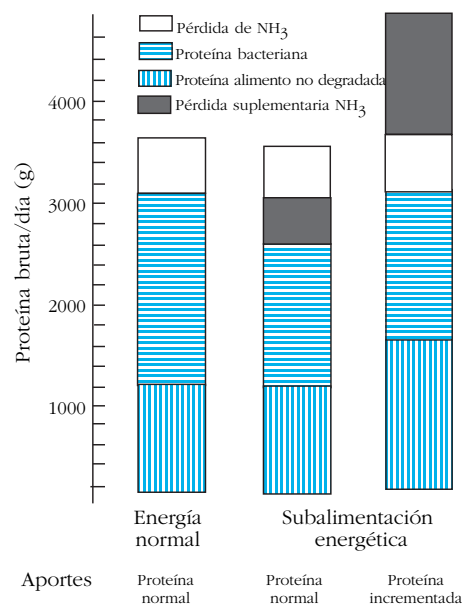


Figura 8.11. Efecto de la subalimentación energética sobre la eficiencia en la utilización de la proteína en vacas lecheras de alta producción (35 l/día) (adaptada de HAGESMEISTER y col., 1981).

y las proteínas no juegan un papel importante en el suministro de energía para la síntesis proteica.

Por esta razón, para estimar la producción de proteína microbiana, últimamente se ha pasado a tener en cuenta tan sólo aquella que contribuye al crecimiento de los microbios, en vez de considerar toda la materia orgánica digerida en el rumen, corrigiendo el valor de la materia orgánica digestible según el contenido de grasa y proteína.

La producción de proteína microbiana puede ser afectada también por otros factores, tales como el pH del rumen y la velocidad de tránsito del alimento, los cuales, a su vez, dependen del nivel de ingestión, la proporción de forraje en la ración y la calidad del forraje, entre otros.

Aunque las dietas ricas en forrajes parecen ser más eficientes en la utilización de la energía fermentada para la síntesis microbiana que las ricas en concentrados, se ha comprobado que la eficiencia (expresada en gramos de proteína microbiana por 100 g de MOF) se mantiene constante para todas las dietas en que el porcentaje de concentrados no sea extremo (ni muy escaso ni excesivamente elevado). No obstante, cuando el

concentrado es de maíz en vez de cebada se presenta una pérdida de eficiencia notable.

Contenido de aminoácidos de la proteína

El contenido de aminoácidos de la proteína microbiana no es constante, ya que varía, en función de factores como la dieta o el régimen alimenticio, entre 57 y 87%, aunque los valores más frecuentes se sitúan entre 70 y 75%.

La proporción de aminoácidos en la proteína no degradada se mantiene al mismo nivel que en la proteína original en el caso de los concentrados y se reduce en los forrajes. Aunque la mayor parte de los sistemas de valoración consideran que toda la proteína no degradada en el rumen está compuesta por aminoácidos, puede ser más real considerar valores del 85% para los concentrados y de 65% para los forrajes.

Digestibilidad de la proteína en el intestino

Aunque la composición de la proteína microbiana puede variar, las escasas estimaciones efectuadas parecen indicar que su digestibilidad intestinal se mantiene bastante constante, entre el 85 y el 87%. La mayor parte de los sistemas de valoración han retenido el valor del 85%, pero en el sistema francés se considera el 80% (apartado 8.2.3).

A medida que ha ido aumentando la aportación de proteína no degradable a las dietas del ganado

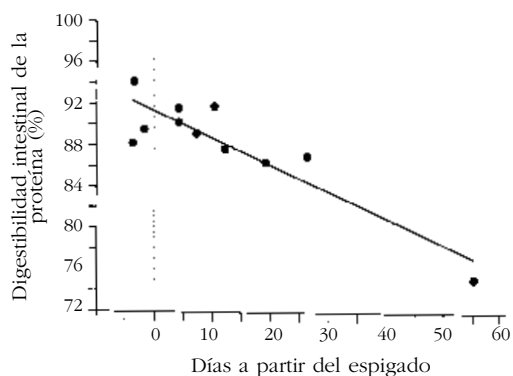


Figura 8.12. Variación de la digestibilidad de la proteína en el intestino en función del estadio de desarrollo de la planta de dactilo (HVELPLUND y col., 1995).



Figura 8.13. Para medir la degradabilidad de la proteína y su digestibilidad intestinal se utilizan animales fistulizados.

de alta producción, ha crecido el interés por predecir su digestibilidad intestinal, la cual presenta mayor variación que la de la proteína microbiana.

Así, en gramíneas pratenses la digestibilidad intestinal de la proteína (medida por la técnica de bolsas de nylon móviles situadas en el intestino) disminuye a medida que avanza su ciclo (figura 8.12). La digestibilidad de la proteína no degradada, calculada, según el sistema danés, a partir de estos valores y de la degradabilidad ruminal de dicha proteína, puede llegar a ser muy baja (tan sólo del 31% para el dactilo 55 días después del espigado).

La determinación de la digestibilidad de la proteína no degradada varía en los distintos sistemas de valoración existentes. Recientemente, Calsamiglia y Stern (1995), han propuesto un método *in vitro* que simplifica dicha determinación y que resulta especialmente indicado para valorar los suplementos proteicos.

8.2.2. El sistema PDI francés

Este sistema se basa en la estimación de las dos fracciones de la proteína del alimento que llegan al intestino: la procedente del propio alimento que no ha sido degradada en el rumen (PDIA) y la de origen microbiano (PDIM), originada en el rumen a partir del alimento. Esta última, a su vez, puede tener dos valores, según se considere que el desarrollo de los microorganismos del rumen está limitado por la energía de la ración (PDIME) o por su contenido en nitrógeno (PDIMN).

El diagrama representado en la figura 8.14 resume el proceso digestivo de la proteína y las asunciones del método de la proteína digestible en el intestino (PDI):

- 1ª. La proporción de materias nitrogenadas no degradadas en el rumen corresponde a 1,11

veces la calculada a partir de la degradabilidad teórica (DT).

- 2ª. Las materias nitrogenadas no degradadas están constituidas en su totalidad por aminoácidos (en realidad la proporción varía entre 80 y 90%) y su digestibilidad real (dr) varía según el alimento entre 0,55 y 0,95 (véase la tabla 8.8).
- 3ª. Los microbios sintetizan como media 145 gr de materias nitrogenadas por kilogramo de materias orgánicas fermentables (MOF) y pueden captar hasta el 90% del nitrógeno degradado en el rumen.

Cuando la fuente de nitrógeno es de tipo no proteico se asume que la eficiencia de los microbios es un 20% inferior.

- 4ª. Las materias nitrogenadas microbianas contienen un 80% de aminoácidos, cuya digestibilidad real en el intestino delgado es del 0,8.

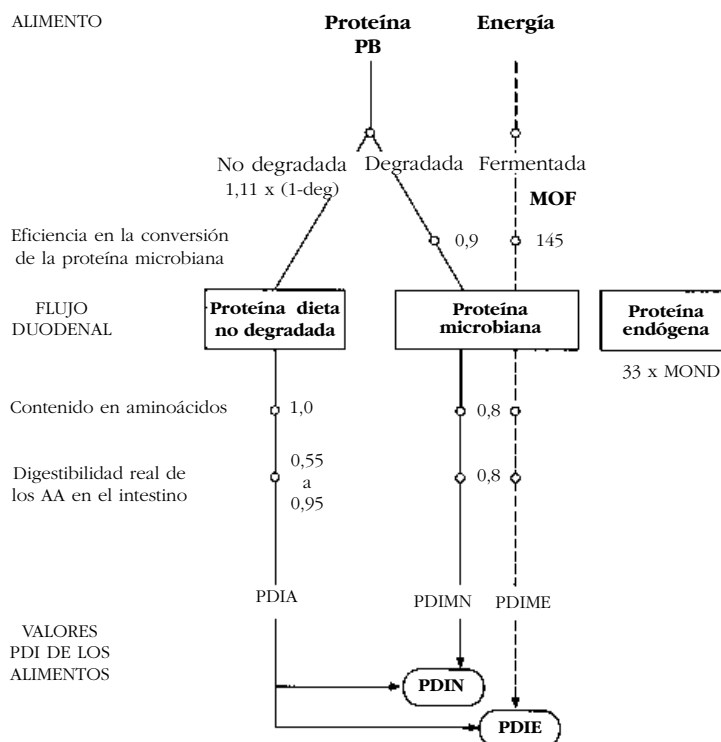


Figura 8.14. Diagrama de evaluación de la proteína según el sistema PDI (VÉRITÉ y PEYRAUD, 1989).

Tabla 8.7
Fórmulas para el cálculo de los valores PDI de los alimentos (VERITÉ y col., 1987).

$$\begin{aligned} \text{PDIN} &= \text{PDIA} + \text{PDIMN} \\ \text{PDIE} &= \text{PDIA} + \text{PDIME} \\ \\ \text{PDIA} &= 1,1 * \text{PB} * (1 - \text{DT}) * \text{dr} \\ \text{PDIMN} &= 0,64 * \text{PB} * (\text{DT} - 0,10) \\ \text{PDIME} &= 0,093 * \text{MOF} \end{aligned}$$

Los valores de PB, MOF, PDIA, PDIMN y PDIME están expresados en g/kg MS.

Las ecuaciones que sirven de base para el cálculo del valor proteico de los alimentos se presentan en la tabla 8.7.

Para dicho cálculo se precisan cuatro parámetros:

1. Las *materias nitrogenadas totales* (PB), determinadas en el laboratorio para cada forraje.
2. La *degradabilidad teórica* (DT), que se calcula por el método de la degradabilidad *in sacco*, estandarizado por Michalet-Doreu y colaboradores (1987), suponiendo una velocidad de tránsito de los alimentos en el rumen del 6% por hora.

Se trata de un método no adecuado para los laboratorios de serie, para los que es necesario encontrar otros métodos, tales como la determinación de la solubilidad de las proteínas o bien de la degradabilidad enzimática (Aufrère y colaboradores, 1991).

Para la confección de las tablas INRA, se han tomado valores globales: para los forrajes verdes, DT = 0,73; para los henos, DT = 0,66, y para los ensilajes, DT entre 0,70 y 0,78 (tabla 8.8).

3. La *materia orgánica fermentable* (MOF) en el rumen, calculada según la fórmula:

$$\text{MOF} = \text{MOD} - \text{MG} - \text{PBND} - \text{PF}$$

siendo:

- MOD = materia orgánica digestible
- MG = materias grasas
- PBND = proteína bruta no degradada
- PF = productos de fermentación, en ensilados.

Tabla 8.8
Valores medios de la degradabilidad teórica (DT) de la proteína bruta y la digestibilidad real (dr) en el intestino delgado de la proteína no degradada en el rumen en gramíneas (DEMARQUILLY y col., 1989).

Tipo de producto	Degradabilidad teórica (DT)	Digestibilidad real (dr)
Gramíneas pratenses		
Forraje	0,73	0,75
Heno	0,66	0,70
Deshidratado	0,60	0,70
Ensilado directo sin aditivos	0,78	0,60
Ensilado directo con aditivos	0,70	0,65
Ensilado prehenificado	0,75	0,60
Cereales inmaduros ensilados		
Maíz	0,72	0,70
Trigo	0,72	0,70
Cebada	0,72	0,70
Grano de cereales		
Trigo	0,74	0,95
Cebada	0,74	0,85
Avena	0,78	0,95
Maíz	0,42	0,95
Sorgo	0,40	0,90
Paja de cereales		
	0,60	0,70

En la fórmula anterior se ha tenido en cuenta la energía no utilizada por los microbios, según se ha indicado anteriormente (apartado 8.2.1).

Cuando se trata de ensilados, se restan también los productos de la fermentación (ácido láctico, ácidos grasos volátiles y alcohol), cuya importancia, para las gramíneas, varía entre 80 y 165 g/kg MS, según el tipo de silo.

En el caso del maíz, se multiplica el valor MOF así obtenido por 0,80, para tener en cuenta la insuficiente degradación del almidón.

4. La *digestibilidad real* (dr) de la proteína no degradada en el intestino. El valor de *dr* se ha obtenido por cálculo matemático, a partir de la proteína no digestible encontrada en las heces y se usan, en la práctica, valores tabulados (tabla 8.8). Para el forraje verde, en general, se ha adoptado dr = 0,75 y para los cereales inmaduros ensilados, dr = 0,70.

8.2.3. Variación de la degradabilidad del N en el forraje de gramíneas

La degradabilidad teórica de la proteína del forraje de las gramíneas es relativamente elevada (DT = 0,78) y alcanza valores más altos en el primer corte (DT = 0,83) que en los rebrotes siguientes (DT = 0,75).

De acuerdo con los trabajos del INRA, la DT tiene tendencia a aumentar al hacerlo el contenido de N del forraje, aunque no se ha establecido cómo resulta afectada por los factores agroclimáticos, la especie o el estadio de desarrollo.

En *gramíneas pratenses*, Sanderson y Wedin (1989), aplicando la misma metodología que la propuesta en el método de Cornell (apartado 7.8.3), obtuvieron los siguientes resultados:

- La mayor parte del N del forraje (más del 80%) es soluble en detergente neutro, es decir, es rápidamente degradable (es el N que está contenido en el citoplasma de las células).
- La concentración de N en las paredes celulares (N lentamente degradable) y, sobre todo, en la lignocelulosa (N indigestible) aumenta a medida que las plantas maduran. El N indigestible puede alcanzar niveles entre 10 y 15% del N total.

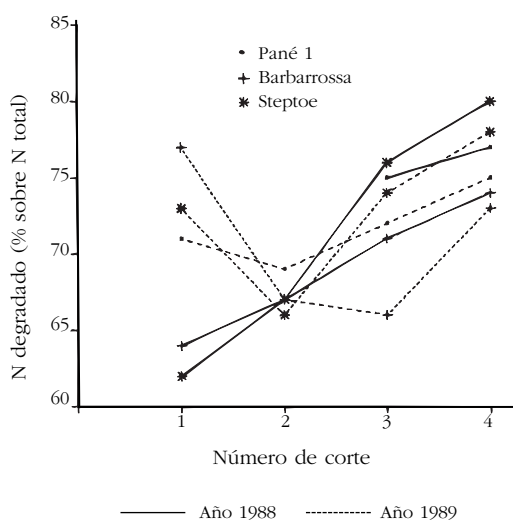


Figura 8.15. Evolución de la degradabilidad teórica (DT) del N en tres cultivares de cebada durante el período de maduración del grano (SOLER, 1992).

- Las gramíneas tienen menor concentración de N indigestible que las leguminosas (aproximadamente la mitad que la alfalfa), tanto en las hojas como en los tallos.

- Las hojas tienen no tan sólo mayor concentración de proteína bruta, sino también mayor porcentaje de N rápidamente degradable que los tallos.

En *cebada*, utilizada como cereal inmaduro, se ha comprobado que la DT aumenta, a partir de un estadio que se situaría próximo a la antesis, a medida que avanza el ciclo (figura 8.15). El principal factor de variación, en este caso, lo constituyó el estadio de desarrollo del forraje, aunque también se observaron diferencias significativas entre cultivares (aquellos que tenían mayor porcentaje de espigas presentaron una DT superior). El efecto del año se explicaría por su incidencia sobre el estado general del cultivo, que puede afectar al índice de cosecha.

De acuerdo con la figura 8.16, que muestra la cinética de la degradación de la proteína del forraje en distintos estadios, a medida que avanza el ciclo aumenta la proteína rápidamente degradable y disminuye el nivel de proteína lentamente degradable, consecuencia, por una parte, de la acumulación de proteína en el grano y, por otra, de la mayor lignificación del tallo (Soler, 1992).

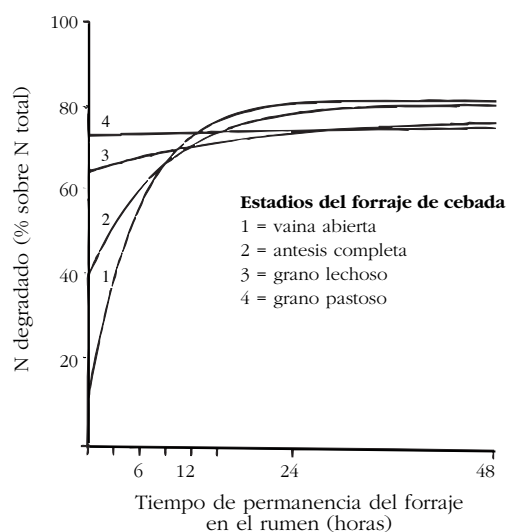


Figura 8.16. Cinética de degradación del N en cebada (cultivar Steptoe), en distintos estadios del período de maduración del grano (SOLER, 1992).

8.2.4. Valor proteico del forraje de las gramíneas

En la tabla 8.9 se presentan los valores proteicos (PBD, PDIA, PDIN y PDIE) de las principales gramíneas forrajeras, según las tablas INRA (Andrieu y col., 1988). Tal como se dijo anteriormente, la proteína bruta y, en consecuencia, las diversas proteínas digeribles, son muy variables según las condiciones de cultivo. Por ello, los valores aportados resultan simplemente indicativos.

Puede observarse que:

1. En gramíneas no espigadas la PDIN es superior a la PDIE, lo que se explica porque el forraje tiene un elevado contenido proteico en dicho estadio.
2. En el estadio de inicio de espigado, los rai-

grases y el fleo presentan valores PDIE superiores a los PDIN, lo que se explica por su elevado contenido en glúcidos solubles. En cambio, en dactilo y en festuca los valores PDIN son superiores a los PDIE

3. A medida que la gramínea madura, los valores PDIE superan a los PDIN, es decir, baja más rápidamente el contenido proteico del forraje que la MOF del mismo.
4. La proporción de proteína no degradada en el rumen (PDIA) respecto a la proteína bruta digerible aumenta a medida que la planta madura.
5. La proteína digerible en el intestino, especialmente el valor PDIE, es superior a la PBD en los estadios posteriores al espigado, tanto en gramíneas pratenses como, sobre todo, en cereales de invierno y en maíz.

Tabla 8.9
Valores proteicos del forraje de las gramíneas según las tablas INRA (ANDRIEU y col., 1988).

Especie o estadio	Proteína bruta digerible PBD	Proteína digerible en el intestino		
		PDIA	PDIN	PDIE
Dactilo				
Estadio hoja	191	55	154	110
Estadio espiga 10 cm	160	47	132	101
Inicio espigado	114	36	100	90
Floración	58	22	62	68
Segundo ciclo (6 semanas)	108	35	97	85
Trigo				
Inicio de espigado	108	32	90	84
Floración	69	23	64	71
Grano lechoso-pastoso	42	17	46	65
Grano pastoso	38	16	45	66
Estadio inicio de espigado				
Raigrás italiano	63	24	66	80
Raigrás inglés	93	32	89	91
Dactilo	114	36	100	90
Festuca elevada	85	29	81	78
Fleo	52	21	58	73
Avena	70	23	64	78
Centeno	101	31	88	87
Trigo	108	32	90	84
Sorgo	82	27	77	76
Maíz				
Grano lechoso	49	20	55	78
Grano pastoso	43	18	52	77
Grano vítreo	37	17	46	77
Grano de cebada	85	30	79	102

8.3. Bibliografía

- * ANDRIEU, J., DEMARQUILLY, C. y SAUVANT, D., 1988. «Tables de la valeur nutritive des aliments». En R. Jarrige (ed.), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA, París, 351-443.
- AGRICULTURAL RESEARCH COUNCIL, 1980. *The nutrient requirements of ruminant livestock*. Technical review by an Agricultural Research Working Party, Commonwealth Agricultural Bureau, Farnham Royal, Reino Unido.
- ARMSTRONG, D.G., 1964. «Evaluation of artificially dried grass as a source of energy by sheep». *J. Agric. Sci.*, 62, 399-417.
- AUFRÈRE, J., GRAVIOU, D., DEMARQUILLY, C., VÉRITÉ, R., MICHALET-DOREAU, B. y CHAPOUTOT, P., 1991. «Predicting in situ degradability of feed proteins in the rumen by two laboratory methods (solubility and enzymatic degradation)». *Anim. Feed Sci Technol.*, 33, 97-116.
- BLAXTER, K.L. y CLAPPERTON, J.L., 1965. «Prediction of the amount of methane produced by ruminants». *Brit. J. Nutr.*, 19, 511-522.
- BUTTERY, P.J., 1988. «Aspectos de la bioquímica de la fermentación ruminal y su implicación en la productividad de los rumiantes». En W. Haresing y D.J.A. Cole (ed.), *Avances en nutrición de los rumiantes*. Acribia, Zaragoza, 153-169.
- CALSAMIGLIA, S. y STERN, M.D., 1995. «A three-step in vitro procedure for estimating intestinal digestion of protein in ruminants». *J. Anim. Sci.*, 73, 1459-1465.
- * DEMARQUILLY, C., ANDRIEU, J., MICHALET-DOREAU, B. y SAUVANT, D., 1989. «Measurement of the nutritive value of feeds». En R. Jarrige (ed.), *Ruminant nutrition recommended allowances & feed tables*. INRA y John Libbey Eurotext, París-Londres, 193-212.
- GARRETT, W.N. y JOHNSON, D.E., 1983. «Nutritional energetics of ruminants». *J. Anim. Sci.*, 57 (2), 478-497.
- * GUADA, J.A., 1984. «Valoración energética de los alimentos en animales rumiantes». *A.Y.M.A.*, 25 (8), 128-142.
- HAGESMEISTER, H., LÜPPING, W. y KAUFMANN, W., 1981. «Microbial protein synthesis and digestion in the high-yielding dairy cow». En W. Haresign (ed.), *Recent advances in animal nutrition - 1980*. Butterworths, Londres, 67-84.
- HVELPLUND, T., ANDRIEU, J., WEISBJERG, M.R. y VERMOREL, M., 1995. «Prediction of the energy and protein value of forages for ruminants». En M. Journet, E. Grenet, M.-H. Farce, M. Theriez y C. Demarquilly (ed.), *Recent developments in the nutrition of herbivores*. INRA, París, 205-227.
- MERTENS, D.R., 1983. «Using neutral detergent fiber to formulate dairy rations and estimate the net energy content of forages». *Proc. Cornell Nutrition Conf.*, Ithaca, New York, 60-68.
- MICHALET-DOREAU, B., VÉRITÉ, R. y CHAPOUTOT, P., 1987. «Méthodologie de mesure de la dégradabilité in sacco de l'azote des aliments dans le rumen». *Bull. Tech. CRZV Theix*, INRA, 69, 5-7.
- N.R.C., 1978. *Nutrient requirement of dairy cattle*, 5th rev. ed. Publ. N.R.C., National Academy Press, Washington DC.
- * ØRSKOV, E.R. y McDONALD, I.M., 1979. «The estimation of protein degradability in the rumen from incubation measurements weighted according to rate of passage». *J. agric. Sci. (Camb.)*, 92, 499-503.
- ØRSKOV, E.R. y MILLER, E.L., 1988. «Protein evaluation in ruminants». En E.R. Ørskov (ed.), *Feed science*. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, 103-128.
- SANDERSON, M.A. y WEDIN, W.F., 1989. «Nitrogen in the detergent fibre fractions of temperate legumes and grasses». *Grass and Forage Sci.*, 44, 159-168.
- SOLER, J., 1992. *Estudi sobre la degradabilitat de la proteïna en cultivars d'ordi per a farratge*. Treball de Final de Carrera. Escola Superior d'Agricultura. Barcelona.
- * THOMAS, P.C., 1988. «Feed evaluation - Energy». En E.R. Ørskov (ed.), *Feed science*. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, 51-80.
- TILLEY, J.M.A. y TERRY, R., 1963. «A two-stage technique for the in vitro digestion of forage crops». *J. Brit. Grassl. Soc.*, 18, 104-111.

- * VAN DER HONING, Y. y ALDERMAN, G., 1988. «Feed evaluation and nutritional requirements. 2. Ruminants». *Livest. Prod. Sci.*, 19, 217-278.
- VAN ES, A.J.H., 1975. «Feed evaluation for dairy cows». *Livest. Prod. Sci.*, 2, 95-107.
- * VAN SOEST, P.J., 1994. *Nutritional ecology of the ruminant* (2nd ed.). Cornell University Press, Ithaca, Nueva York.
- VÉRITÉ, R., MICHALET-DOREAU, B., CHAPOUTOT, P., PEYRAUD, J.-L. y PONCET, C., 1987. «Révision du système des protéines digestibles dans l'intestin (PDI)». *Bull. Tech. CRZV Theix*, INRA, 70, 19-34.
- * VÉRITÉ, R. y PEYRAUD, J.-L., 1989. «Protein: the PDI system». En R. Jarrige (ed.), *Ruminant nutrition recommended allowances & feed tables*. INRA y John Libbey Eurotext, París-Londres, 33-48.
- VERMOREL, M., 1988. «Nutrition énergétique». En R. Jarrige (ed.), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA, París, 57-74.
- * VERMOREL, M., 1989. «Energy: the Feed Unit system». En R. Jarrige (ed.), *Ruminant nutrition recommended allowances & feed tables*. INRA y John Libbey Eurotext, París-Londres, 23-32.
- VERMOREL, M., COULON, J.B. y JOURNET, M., 1987. «Révision du système des unités fourragères (UF)». *Bull. Tech. CRZV Theix*, INRA, 70, 9-18.

9. Digestibilidad de las gramíneas

La digestibilidad de un alimento representa la fracción del mismo que desaparece en el tubo digestivo para incorporarse al metabolismo del animal. Aunque se puede considerar la digestibilidad de la MS, interesa, básicamente, la digestibilidad de la materia orgánica (dMO), porque es la que se relaciona con el valor energético del forraje (apartado 8.1.1. y tabla 8.2).

Los animales herbívoros son capaces de digerir casi completamente el contenido celular, pero la digestibilidad de las membranas o paredes celulares varía en gran medida según la especie animal.

En los rumiantes, la digestibilidad de las paredes depende de la importancia relativa que tengan los tejidos no lignificados altamente digestibles (parénquima) y los lignificados (xilema, esclerénquima y cutícula). El contenido de lignina de estos últimos tejidos determina, en gran medida, la digestibilidad global del forraje.

Pero la digestibilidad de las paredes celulares no depende tan sólo de la cantidad de lignina sino de la disposición de la misma y de su composición química, la cual varía (apartado 7.2.3) con la especie y con las condiciones de cultivo.

Como consecuencia, la digestibilidad de los diversos órganos de la planta varía no tan sólo de un órgano a otro, sino también por otras circunstancias que pueden afectar a la constitución de sus diversas células.

Dado que el peso de cada órgano en el conjunto de la planta varía a medida que ésta se desarrolla, la digestibilidad del forraje evolucionará a lo largo del ciclo de la planta y en consonancia con diversas circunstancias.

Antes de presentar la evolución de la digestibilidad en los tres grupos de gramíneas establecidos en el apartado 7.1, se considerará:

1. La digestibilidad de los diferentes componentes químicos.
2. Las variaciones de digestibilidad que se presentan a nivel de los distintos órganos de la planta.
3. Los factores que afectan a la digestibilidad del forraje de las gramíneas.

Finalmente se examinarán los diversos sistemas de predicción de la digestibilidad de los forrajes.

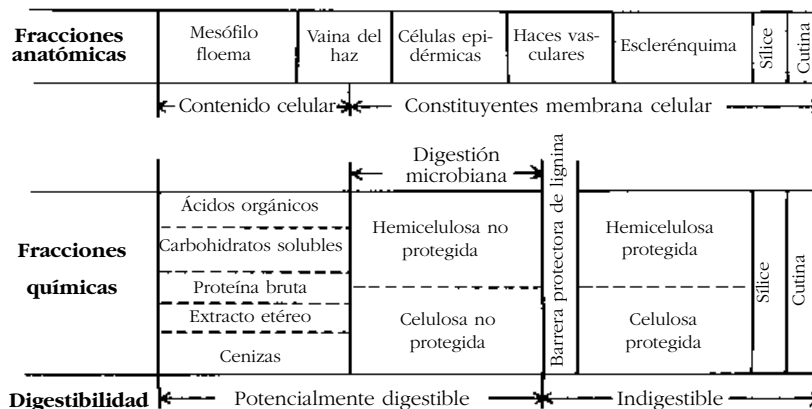


Figura 9.1. Modelo conceptual de la relación entre la anatomía, las fracciones químicas y la digestibilidad de los forrajes (MINSON, 1990).

9.1. Digestibilidad de los componentes químicos

En la tabla 9.1 se presenta la biodisponibilidad de los componentes químicos de los forrajes. Cabe destacar que:

1. Los *glúcidos solubles* se difunden en el líquido del rumen y son utilizados rápidamente por la población microbiana, que produce ácidos grasos volátiles absorbidos por la sangre a través de las paredes del rumen. Su digestibilidad es total.
2. El *almidón* se degrada en el rumen con mayor lentitud que los glúcidos solubles y no totalmente; la mayor parte del almidón que escapa del rumen es degradado en el intestino delgado; aunque en algún caso es expulsado sin digerir, su digestibilidad se considera total, aunque la velocidad de tránsito puede limitarla.
3. La digestibilidad real de las *materias nitrogenadas* es elevada y puede superar el 90%, en

forrajes verdes, pero puede disminuir si las proteínas se han vuelto más o menos indigestibles por calentamiento (reacciones de Maillard).

4. El *extracto etéreo* se caracteriza por su notable digestibilidad. La digestibilidad de los *ácidos grasos* es mal conocida, pero debe ser próxima a 1. Hay que señalar que algunos componentes contenidos en las ceras de la cutícula de las plantas (por ejemplo los alcanos y las clorofilas) son prácticamente indigestibles.
5. Las *paredes celulares* tienen que ser degradadas por la población microbiana del rumen, y lo son en distinta medida según los tejidos de sostén y los constituyentes que las integran. El nivel de degradación depende, fundamentalmente, del grado de lignificación de las paredes: los tejidos lignificados no son digeridos, o lo son sólo en parte; en cambio, si no hubiera lignina, los polisacáridos constituyentes de las mismas serían digeridos en gran medida, aunque en distinta proporción según el constituyente considerado:
 - la *celulosa* puede ser totalmente degradada;

Tabla 9.1
Biodisponibilidad de los componentes de los forrajes (VAN SOEST, 1982).

Componente	Digestibilidad	Factor limitante
Primer grupo		
Carbohidratos solubles	100%	Ingestión
Almidón	90%	Velocidad de tránsito
Ácidos orgánicos	100%	Ingestión y/o toxicidad
Proteínas	90%	Fermentación
Substancias pécticas	98%	Fermentación
Segundo grupo		
Celulosa	variable	Asociación con lignina, sílice y cutícula
Hemicelulosa	variable	
Tercer grupo		
Lignina	despreciable	Limita uso pared celular
Cutina	despreciable	Limita uso pared celular
Sílice	despreciable	Limita uso pared celular
Taninos, aceites esenciales y polifenoles	no disponible	Inhiben actividad de proteasas y celulasas

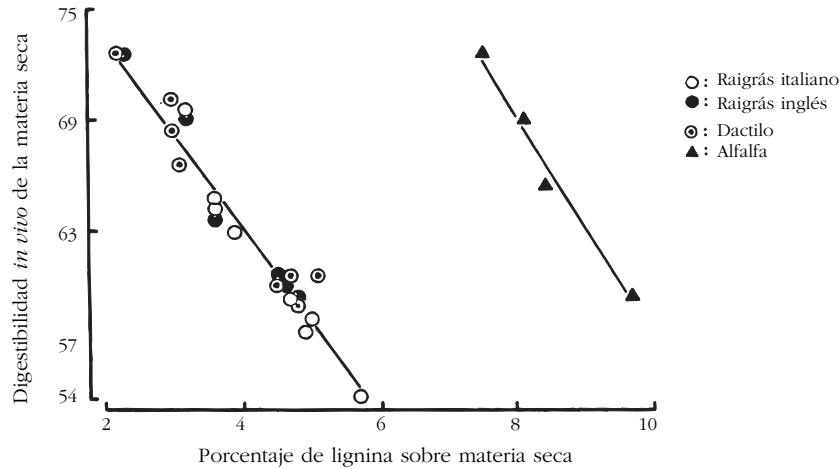


Figura 9.2. Relación entre la digestibilidad in vivo y el contenido de lignina en gramíneas y alfalfa (adaptada de KONDO y col., 1987).

- las *hemicelulosas* también pueden ser totalmente degradadas, aunque ello depende de su composición, ya que las xylanas son peor degradadas que las arabanas y restantes componentes de aquéllas;
- las *substancias pécticas* son rápida y completamente degradadas.

De acuerdo con lo dicho, la masa de las paredes puede considerarse dividida, esquemáticamente, en dos fracciones (figura 9.1):

1. Una fracción potencialmente digestible que comprende los polisacáridos no protegidos por la lignina, la cutina u otras sustancias como la sílice.
2. Una fracción totalmente indigestible, constituida por lignina, cutina y polisacáridos protegidos; en las gramíneas, la disposición de la lignina, más difusa que en las leguminosas, contribuye a disminuir la digestibilidad del forraje (figura 9.2).

Puede afirmarse que, dado que la digestibilidad del contenido celular es próxima a cien y la fracción endógena que aparece en las heces es bastante constante (se sitúa entre el 12 y el 16%), la digestibilidad aparente global de la materia orgánica depende básicamente de la digestibilidad de las paredes, tal como se pone de manifiesto en la figura 9.3.

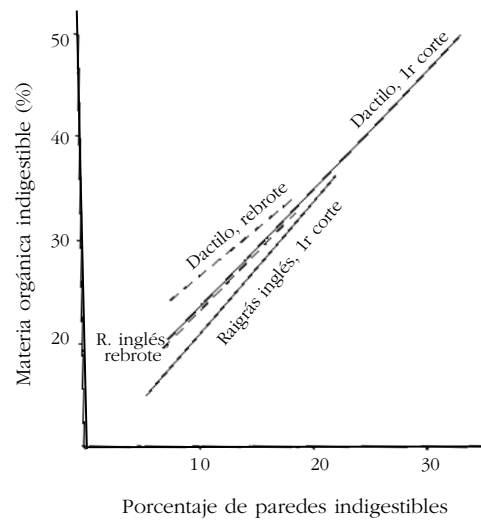


Figura 9.3. Relación entre la materia orgánica indigestible y el porcentaje de paredes indigestibles en forrajes de gramíneas (adaptada de DEMARQUILLY y col., 1995).

Hay que tener en cuenta, también, que la fracción potencialmente digestible puede no ser degradada en el rumen si el forraje no permanece en él el tiempo suficiente, o bien si la población microbiana carece de energía, nitrógeno, minerales, etc., para su adecuado desarrollo.

9.2. Digestibilidad de los distintos órganos

En la tabla 9.2 se presenta un resumen de los valores de la digestibilidad de la materia orgánica de los distintos órganos de diversas gramíneas. Los datos aportados muestran una amplia variación de la digestibilidad, no tan sólo entre un órgano y otro, sino también entre una especie y otra, e incluso en el seno de la misma especie. Las causas de tal variación son diversas, según se indica a continuación.

9.2.1. Limbo

La digestibilidad del limbo puede variar entre límites más amplios (41 a 81%) que los correspondientes a las láminas de especies de otras familias botánicas, porque en las gramíneas las hojas viejas no caen fácilmente.

Los factores genéticos pueden originar variabilidad anatómica, como sucede entre las gramíneas C_4 y las gramíneas C_3 (tabla 9.3 y apartado 9.3.2), que afecta a la digestibilidad. Pero en ésta influyen, también, otras causas:

- *Edad.* Las hojas viejas pierden digestibilidad al aumentar la proporción de tejido lignificado (figura 9.4).

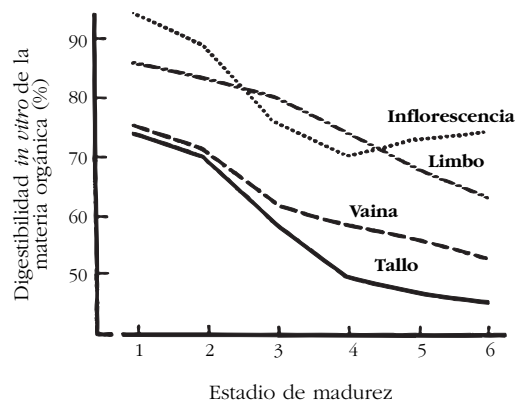


Figura 9.4. Evolución de la digestibilidad in vitro de los distintos órganos de los cereales de invierno, en función del estadio: 1, hoja bandera; 2, inicio espigado; 3 a 6, cortes dados cada 7 días a partir del espigado (adaptada de CHERNEY y MARTEN, 1982).

- *Posición de la hoja.* Aunque en el maíz las primeras hojas formadas son las más digestibles, no sucede así en general, sino que las hojas más jóvenes tienen mayor digestibilidad.
- *Temperatura.* Las temperaturas elevadas disminuyen la digestibilidad, ya que aceleran la senescencia de las hojas (apartado 9.3.4).
- *Nitrógeno.* Ejerce efectos variables, pero inferiores a los de la temperatura.

Tabla 9.2

Valores medios de la digestibilidad de los distintos órganos de diversas especies de gramíneas (HACKER y MINSON, 1981).

Especie	Limbo	Vaina	Tallo	Inflorescencia	Grano	Paja
Raigrás inglés	76-83	68-87	44-79	71-83		61
Dactilo	64-83	48-80	64-85	53-57		
Festuca elevada	76-82	70-80				
Falaris	57-81	37-71	30-67	40-75		
Fleo	52-83	47-86	54-86	53-77		
Bromo inerme	55-78				49-66	
Setaria sp.	51-62	37-53	37-63			
Maíz	67-82	54-67	61-69	76-83	94	61
Sorgo	67-70				84	58
Avena					77	51
Cebada					86	49
Centeno					86	48
Trigo					88	48



Figura 9.5. Descomposición de una muestra de triticale en floración en sus diversos componentes morfológicos: tallos -con las vainas incorporadas-, inflorescencias y hojas.

9.2.2. Vaina

En general, la variación de la digestibilidad de la vaina es mayor que la del limbo, y está positivamente correlacionada con ella. En cada estadio de desarrollo, la vaina suele ser menos digestible que el limbo (unos 10 puntos porcentuales) e incluso, durante el encañado, que el tallo.

En general, la digestibilidad de la vaina y la del tallo no suelen diferir, al contrario de lo que sucede entre limbo y vaina. Por otra parte, la acumulación de carbohidratos de reserva se localiza en ambos órganos. Por ello, al descomponer una gra-

mínea en sus diversas fracciones morfológicas (figura 9.5) y estudiar su efecto sobre la calidad del forraje, las vainas se mantienen junto a los tallos.

9.2.3. Tallo

En cereales de invierno el tallo es el órgano menos digestible, situándose como promedio unos 20 puntos por debajo del limbo (tabla 9.2 y figura 9.4). La variación de la digestibilidad del tallo es mayor que la de cualquier otro órgano de la planta. Ello se atribuye a la variación de los componentes parietales.

Los principales factores que inciden en dicha variación son:

- *Especie y cultivar.* Se han encontrado diferencias genéticas intraespecíficas; por ejemplo, el tallo de los cultivares precoces tiende a ser menos digestible que el de los cultivares tardíos.
- *Edad.* Los tallos jóvenes de las gramíneas son tanto o más digestibles que las hojas y, en muchas especies, se mantienen al mismo nivel hasta llegar al espigado; en cambio, al envejecer, la digestibilidad de los tallos disminuye mucho más rápidamente que la de aquéllas.
- *Temperatura.* Existe poca información sobre este factor, pero parece ser que las temperaturas elevadas perjudican la digestibilidad del tallo por el hecho de favorecer la lignificación.
- *Nitrógeno.* Tiene un efecto poco importante.

Tabla 9.3
Superficie ocupada (en porcentaje) por los distintos tejidos de la sección de una lámina de hoja y un tallo de las gramíneas C₃ y las gramíneas C₄ (adaptada de NELSON y MOSER, 1994).

Tejido	Gramíneas C ₃	Gramíneas C ₄
Lámina de la hoja		
Vascular total	15 ±5	22 ±8
Vascular lignificado	7 ±2	4 ±2
Parénquima vaina del haz	6 ±2	4 ±2
Epidermis	23 ±6	35 ±10
Esclerenquima	6 ±2	6 ±3
Mesófilo	57 ±5	38 ±9
Tallo		
Epidermis, xilema y anillo del esclerenquima	28 ±4	34 ±4
Parénquima	52 ±3	55 ±6

9.2.4. Inflorescencia

Los valores correspondientes a la digestibilidad de la inflorescencia (excluido el grano) alcanzan el mismo nivel que los del tallo. Se ha comprobado que la digestibilidad disminuye con la edad, pero la amplitud de variación depende, en gran medida, de la especie: en raigrás se mantiene mucho mejor que en dactilo y fleo.

La digestibilidad de la inflorescencia de los cereales de invierno en su conjunto (incluido el grano) decrece rápidamente desde el estadio zurrón hasta el inicio de grano lechoso. A partir de este momento se recupera, como consecuencia de la formación del grano.

La avena muestra un comportamiento diferenciado, a este respecto, del de los restantes cereales, ya que su inflorescencia alcanza unos niveles de digestibilidad inferiores a los de las otras especies. Ello se debe a que el grano tiene menor importancia ponderal en el conjunto de la materia seca y a que es menos digestible que el de los otros cereales.



Figura 9.6. La digestibilidad de la inflorescencia de la avena es inferior a la de los restantes cereales de invierno.

9.2.5. Grano

El grano de los cereales presenta una elevada digestibilidad, tanto más elevada cuanto menor sea el nivel de fibra o paredes celulares que contenga; por ello, los granos desnudos son más digestibles que los granos vestidos. No obstante, la digestibilidad de las paredes varía según la especie: es del orden del 70% en trigo y cebada; baja más en arroz (a causa de la sílice) y en avena (60%); pero en maíz es más elevada (90%).

La constitución del almidón almacenado en el endosperma influye en el nivel de digestibilidad, pero la variabilidad debida a este factor no es elevada. En cambio, el contenido de taninos puede afectar considerablemente la digestibilidad del grano, tal como sucede en algunos cultivos de sorgo.

La digestibilidad de la materia orgánica del grano de los cereales puede mejorarse por medio de tratamientos tecnológicos (sobre todo la mol-

turación) que facilitan el acceso de los microorganismos del rumen al substrato amiláceo. También hay que señalar, a este respecto, que el ganado ovino digiere el grano mucho mejor que el ganado vacuno (tabla 9.4).

Tabla 9.4
Digestibilidad de la materia orgánica (%MS) del grano de maíz según la forma de presentación y el tipo de ganado que lo consume (COTTIN y col., 1978).

Tratamiento		Ovino	Vacuno
Grano entero	seco	88,9	62,6
	húmedo	90,2	64,8
Grano molido grueso	seco	90,7	83,5
	húmedo	90,7	81,4
Grano molido fino	seco	91,4	85,2
	húmedo	90,1	82,9

9.3. Factores que afectan a la digestibilidad del forraje de las gramíneas

En la tabla 9.5 se presentan los valores de la digestibilidad *in vivo* de la materia orgánica del forraje de las gramíneas más importantes, en diversos estadios de su ciclo, según las Tablas INRA.

La diversidad de los valores expuestos en la tabla obedece a distintas causas:

1. La *composición morfológica* del forraje, que constituye la principal causa de variación.
2. La evolución de la *composición química* de cada uno de los órganos de la planta, ya considerada anteriormente (apartado 9.2.1).
3. El efecto de la *especie* y del *cultivar*, que incorpora diferencias relativas tanto a la composición morfológica del forraje como a la constitución tisular de los distintos órganos y su adaptación a los factores del medio.
4. El *estadio de desarrollo* de la planta, que representa una síntesis de la evolución de la composición morfológica y de la composición química de cada órgano y por ello se

considera como la referencia más importante en relación con la digestibilidad.

5. El efecto de los *factores del medio*, en especial de la temperatura, que afectan tanto a la composición química de cada órgano como a la composición morfológica del forraje.
6. Finalmente, aunque no se ha incorporado en la referida tabla, la *conservación* del forraje, que modifica, a veces de forma notable, la digestibilidad del forraje verde inicial.

9.3.1. Evolución de la composición morfológica del forraje

Tal como se ha indicado anteriormente (apartado 7.1), conviene diferenciar, a este respecto, los tres grupos de gramíneas establecidos:

Gramíneas pratenses

Su forraje se compone esencialmente de hojas y tallos. En estas especies hay que distinguir el primer corte, en el cual la producción de forraje se basa sobre todo en la aportación de los tallos, de los rebrotes vegetativos, cuya producción de forraje procede únicamente de las hojas.

Tabla 9.5

Valores de la digestibilidad de la materia orgánica (%) del forraje de distintas gramíneas (ANDRIEU y col., 1988).

Especie	Espiga a 10 cm	Inicio espigado	Floración	G. lechoso-pastoso	Grano pastoso	Grano vítreo	Rebrotes hojosos (semanas)
Raigrás italiano	80	73	60				75 (6)
Raigrás inglés	81	77	62				75 (6)
Festuca elevada	72	68	57				72 (5)
Dactilo	77	74	59				69 (5)
Fleo	78	67	51				73 (7)
Bromo	81	75	67				77 (6)
Avena	81*	71	66	59	57		
Cebada			65	63			
Centeno	84*	74	61	60	59		
Trigo		71	63	61	63		
Planta de maíz			71**	72	72	73	
Maíz ensilado				71	71	71	
Sorgo		64	60	60			

* Inicio encañado

** Inicio formación del grano

Durante el primer ciclo, en el momento de máximo crecimiento del tallo se constata una disminución no tan sólo del porcentaje de hojas sino también de su producción, consecuencia de la fuerte competencia entre ambos órganos de la propia planta.

En los cortes en que sólo hay producción de hojas, puede tener interés considerar el porcentaje de hojas muertas.

En el caso particular del raigrás italiano el porcentaje de tallos y de inflorescencias de los cortes posteriores al primer ciclo es sucesivamente creciente.

Maíz

En esta especie, la proporción de grano, respecto del peso total de forraje, resulta esencial, tal como muestra la figura 9.7.

Al iniciarse la formación del grano, se observa una disminución de la producción de tallos, hojas e inflorescencias, consecuencia de la traslocación hacia el mismo de sustancias almacenadas en ellas. Hay que señalar, no obstante, que diversos autores consideran que en el maíz esta traslocación no resulta apreciable y que el grano incrementa su peso tan sólo a partir de las sustancias fotosintetizadas por la planta durante este período.

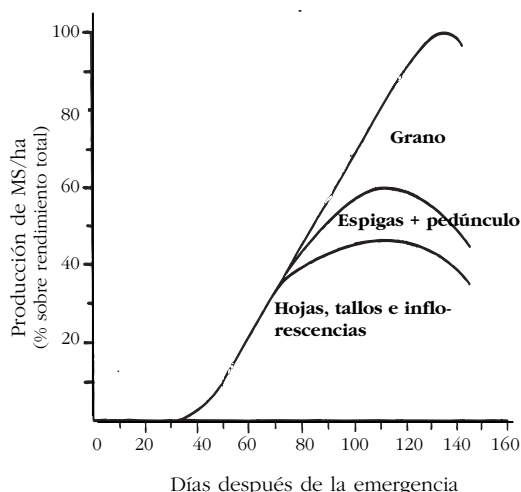


Figura 9.7. Producción de materia seca y su distribución entre los distintos órganos en maíz (adaptada de DEINUM y STRUIK, 1986).

Cereales de invierno

En la figura 9.8 se observa que la aportación del grano al peso total de forraje de los cereales de invierno inmaduros es inferior que en el maíz; en cambio, la traslocación de sustancias de las hojas y del tallo hacia el grano es más importante que en aquél, aunque varía según las circunstancias (apartado 5.2.2).

La aportación porcentual de cada componente morfológico sobre el total de MS/ha producida presenta una evolución semejante para cada una de las especies de este grupo (avena, cebada, trigo y triticale), del tipo de la que se refleja en la figura 9.9:

- El *porcentaje de hojas* decrece a partir del encañado y a medida que avanza el ciclo, debido al incremento del peso de tallos e inflorescencias; no obstante, la producción de hojas (en kgMS/ha) no empieza a disminuir hasta después del espigado, por senescencia de las mismas y por removilización de sus reservas.
- La *fracción tallos* (incluyendo las vainas de las hojas) aumenta regularmente hasta llegar a su valor máximo en un estadio próximo al espigado completo. A partir de este momento, disminuye su peso porcentual a causa del desarrollo de la espiga; cuando los granos

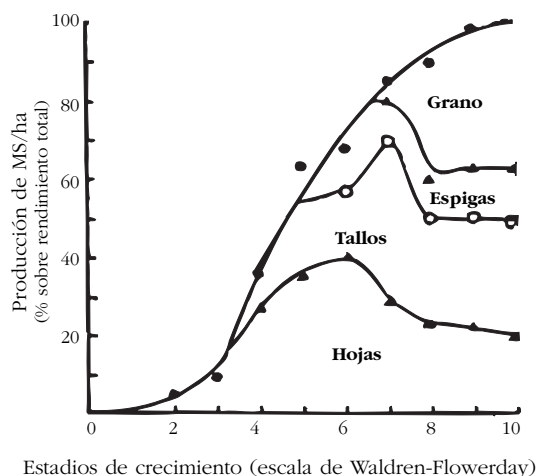


Figura 9.8. Producción de materia seca y su distribución entre los distintos órganos en trigo (adaptada de WALDREN y FLOWERDAY, 1979).

empiezan a formarse se constata una pérdida de MS/ha de tallos, que se atribuye a removilización de las reservas.

Cabe destacar que los cereales acumulan tallos más rápidamente y presentan un porcentaje de vainas más elevado que las gramíneas pratenses.

- El *porcentaje de inflorescencias* crece regularmente desde el espigado hasta la madurez del grano, pudiendo alcanzar, al final del ciclo, niveles del 60% de la materia seca total de la parte aérea, especialmente en cebadas y en algunos trigos.

Dentro de las especies de este grupo, la avena y la cebada son las que presentan los valores extremos por lo que respecta a su composición morfológica, según se pone de manifiesto en la figura 9.11. En efecto, mientras la avena conserva un porcentaje de hojas superior y un peso de inflorescencias inferior a las restantes especies durante todo el período de maduración del grano, la cebada se destaca por ser la especie cuyo forraje tiene mayor porcentaje de inflorescencias. El trigo y el triticale presentan comportamientos próximos entre sí y semejantes a la cebada.

Por otra parte, en este grupo de especies se han encontrado diferencias intraespecíficas en su



Figura 9.10. Triticale en floración. A partir de este momento la importancia de los tallos disminuye en beneficio del mayor peso del grano.

composición morfológica, que se explican por la distinta altura de la planta de los diversos cultivos y que se reflejan en su índice de cosecha.

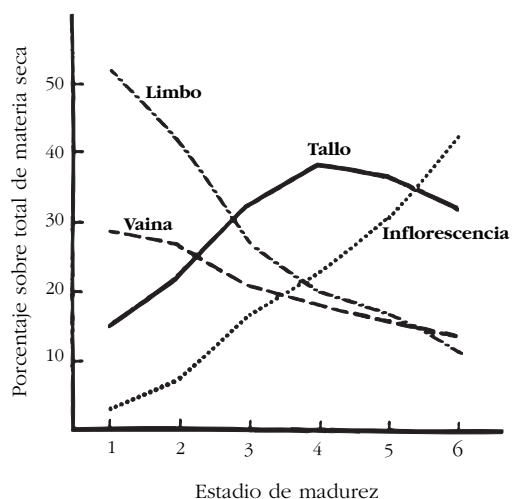


Figura 9.9. Evolución del porcentaje de MS de los distintos órganos de la planta en el forraje de cereales de invierno (adaptada de CHERNEY y MARTEN, 1982).

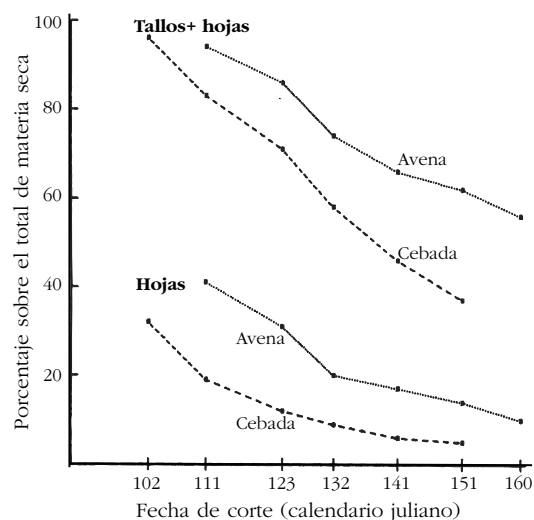


Figura 9.11. Evolución del porcentaje de tallos y hojas en el forraje de avena y cebada durante el período de formación y maduración del grano (PUJOL, 1990).

9.3.2. Especie y cultivar

Diferencias entre especies

Las gramíneas de clima templado son más digestibles que las tropicales, según se observa en la figura 9.12. La diferencia entre los valores medios de ambos conjuntos (13 puntos) es considerable y muy superior a la observada entre las leguminosas. Influyen en este hecho dos factores: por una parte, la temperatura superior en la que se desarrollan las gramíneas tropicales (apartado 9.3.4), pero, sobre todo, las diferencias anatómicas asociadas a las gramíneas C_4 (la mayor parte de las tropicales). En efecto, tanto las hojas como los tallos de estas últimas tienen una proporción mayor de tejidos menos digestibles (tabla 9.3), lo que contribuye a disminuir la digestibilidad de su forraje.

Dentro de las *gramíneas pratenses* de clima templado, se ha constatado que el raigrás inglés es más digestible que el dactilo. La diferencia se atribuye a que el raigrás tiene mayor contenido de carbohidratos solubles.

Respecto a los *cereales de invierno*, se han establecido diferencias entre la avena y las restantes especies: en el espigado, la avena es el cereal más digestible mientras que al final del ciclo su forraje es menos digestible que el de las otras especies, sobre todo que el de la cebada y algunos trigos.

Diferencias entre cultivares

Dentro de las *gramíneas pratenses* de clima templado las diferencias de digestibilidad entre cultivares suelen ser escasas, excepto en la especie *Lolium perenne*, en la que se han encontrado diferencias importantes entre cultivares precoces y cultivares tardíos. Dichas diferencias se han atribuido a que los cultivares tardíos emplean más tiempo en evolucionar y producen mayor cantidad de MS/ha.

Entre las gramíneas tropicales, se han encontrado diferencias de digestibilidad de hasta 10 puntos entre cultivares de la especie *Cynodon dactylon*, en idéntico estadio de desarrollo, diferencias que se han mantenido a lo largo de todo su período de crecimiento.

En *cereales de invierno* las diferencias de digestibilidad entre distintos cultivares de cebada y

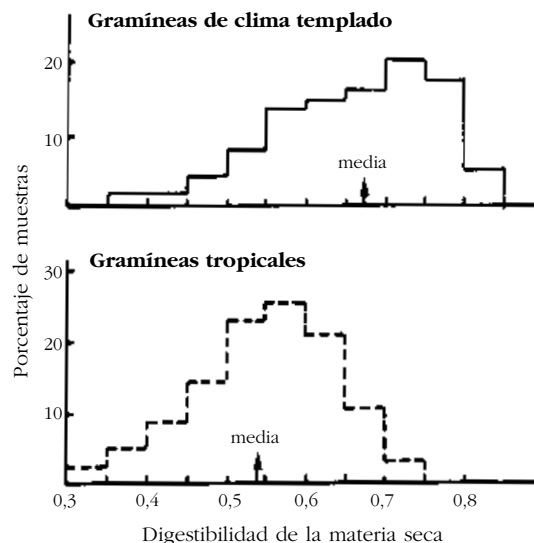


Figura 9.12. Digestibilidad in vitro de la materia seca de las gramíneas, según datos procedentes de la literatura mundial (MINSON, 1990).

de trigo se relacionan con la distinta composición morfológica de la planta (altura del tallo e índice de cosecha), pero las existentes entre los cultivares de avena no se explican por esta causa.

El ejemplo más espectacular de diferencias de digestibilidad entre cultivares se da entre los maíces (y sorgos) en los que se ha introducido el gen *brown midrib* y los normales. Las diferencias de digestibilidad en tallo y en hojas, pero no en grano, pueden llegar a ser de 10 puntos, tal como se ha puesto de manifiesto en múltiples experiencias.

La inclusión reciente del referido gen en el género *Sorghum* puede suponer una disminución del 20% del contenido de lignina y un aumento proporcional de la dMO, atribuido al descenso de la lignina y de ácidos fenólicos.

En el maíz, por último, se han establecido diferencias de digestibilidad entre cultivares a causa de la distinta proporción del grano en el conjunto del forraje: son los cultivares precoces, con menor desarrollo vegetativo, los que dan un forraje de mayor digestibilidad. No obstante, estas diferencias no han podido ser constatadas en todas las situaciones, ya que a menudo la digestibilidad de la planta de maíz se mantiene con independencia de su rendimiento en grano.

9.3.3. Estadio de desarrollo

Según se ha indicado anteriormente, el estadio de desarrollo constituye el factor que determina en mayor medida la digestibilidad del forraje.

La pérdida de digestibilidad, a medida que la planta madura, se relaciona con el aumento de la proporción de tallos y con la disminución de digestibilidad de los mismos, ya que la evolución de las hojas tiene menor peso en este proceso.

En relación con la evolución de la digestibilidad de la materia orgánica (dMO), se pueden diferenciar tres fases en el ciclo de desarrollo de una gramínea:

1. En una primera fase de varias semanas de duración, a pesar del rápido incremento en la producción de MS/ha, se mantiene la dMO del forraje en un nivel muy elevado. Así se ha constatado en muchos trabajos y ello parece sorprendente, ya que se observa una paralela disminución de las láminas foliares y un aumento en la proporción de tallos que parecen estar en contradicción con este hecho y con lo que se ha dicho anteriormente respecto de la composición química de los diversos órganos (apartado 9.2). No obstante, hay que señalar que durante esta fase se mantiene el nivel de carbohidratos solubles en los tallos.
2. A partir del espigado, se inicia una fase de rápida caída de la digestibilidad de la materia

Tabla 9.6
Caída diaria del coeficiente de digestibilidad del forraje de las gramíneas (adaptada de MINSON, 1990).

Especie	Media	Rango
<i>Avena sativa</i>	0,058	0,037-0,078
<i>Dactylis glomerata</i>	0,049	0,030-0,095
<i>Festuca arundinacea</i>	0,052	0,018-0,104
<i>Lolium multiflorum</i>	0,041	0,040-0,042
<i>Lolium perenne</i>	0,052	0,043-0,075
<i>Pbleum pratense</i>	0,046	0,029-0,072
Promedio en gramíneas de clima templado	0,047	

orgánica, casi lineal, con pérdidas diarias medias, en gramíneas de clima templado, de 0,47 puntos porcentuales (tabla 9.6).

La caída de la digestibilidad se asocia al incremento de la proporción de vainas, tallos e inflorescencias y al aumento de su contenido en celulosa, hemicelulosas y lignina.

3. Sigue luego una fase en la cual la dMO se mantiene relativamente estable, a medida que la planta madura. En cereales de invierno el grano puede compensar la pérdida de digestibilidad del resto de la planta y en maíz la dMO se mantiene prácticamente constante durante todo el período de maduración.



Figura 9.13. A partir del espigado se inicia una fase de caída rápida de la digestibilidad en las gramíneas pratenses como en la festuca elevada.

9.3.4. Influencia de los factores del medio

Los factores del medio actúan modificando el impacto principal que el estadio de desarrollo ejerce sobre la digestibilidad del forraje. De tal modo es así que el forraje de una misma especie de gramínea, recogida en idéntico estadio, puede presentar una digestibilidad notablemente diferente según el año, la estación o bien la localidad geográfica en que se haya desarrollado.

El principal efecto de los factores ambientales sobre la digestibilidad se produce al modificar la relación tallo/hojas, pero también pueden incidir sobre la constitución de los tejidos, la composición química de la planta o bien afectar al ritmo de senescencia y a la proporción de material muerto.

Temperatura

De un modo general, la temperatura constituye el factor del medio que ejerce una mayor influencia sobre la digestibilidad del forraje, pudiendo establecerse diferencias de entre 5 y 10 puntos a favor del forraje producido en zonas templadas, respecto al producido en zonas cálidas. En

una revisión bibliográfica, Wilson y Minson (1980) llegaron a la conclusión de que, por cada grado de aumento de la temperatura media durante el período de crecimiento, la digestibilidad descendía 0,060 (para las gramíneas de clima tropical) o 0,066 (gramíneas de clima templado).

El principal efecto de la temperatura se ejerce sobre la proporción relativa de tallos y hojas, ya que las temperaturas altas favorecen el desarrollo de los tallos sobre el de las hojas.

Pero también es importante su efecto sobre la constitución de los tejidos, ya que las temperaturas elevadas no tan sólo incrementan la concentración de membranas celulares, sino que reducen, igualmente, la digestibilidad de las paredes, probablemente debido al aumento de la concentración de lignina (tabla 9.7).

Con temperaturas óptimas para el crecimiento se consigue la máxima producción de materia seca, pero el contenido de nutrientes es menos favorable, ya que: la concentración de carbohidratos solubles decrece, a causa del aumento del metabolismo y de la respiración (tabla 9.8); la proporción de constituyentes de las paredes aumenta, al incrementar la proporción de tallos; y el contenido en proteínas y minerales resulta más bajo.

Tabla 9.7
Efecto de la temperatura sobre la composición química y la digestibilidad (g/kgMS) de las hojas y tallos de gramíneas (adaptada de WILSON y col., 1991).

Especie	Parte de la planta	Lignina		FND		Digestibilidad FND	
		22 °C	32 °C	22 °C	32 °C	22 °C	32 °C
<i>Cynodon dactylon</i>	Limbo	13	22	373	514	752	620
	Tallo	34	67	574	641	598	408
Raigrás inglés	Limbo	14	18	292	330	783	657
	Tallo	nd	nd	375	505	782	686

Tabla 9.8
Carbohidratos no estructurales (mg/kg) contenidos en las hojas de las gramíneas C₃ y C₄ desarrolladas a temperaturas bajas o altas (adaptada de NELSON y MOSER, 1994).

	Glucosa	Fructosa	Sacarosa	Fructanos	Almidón	Total
Gramíneas C₃						
10/5 °C	29	24	58	115	86	312
25/15 °C	18	14	23	12	41	107
Gramíneas C₄						
10/5 °C	22	14	66	3	64	166
25/15 °C	13	8	20	4	47	92

En cualquier caso, es de destacar que el efecto de las temperaturas elevadas es mucho más acusado sobre la composición de los tallos y vainas que sobre la de los limbos.

Las heladas ocasionan la muerte de las hojas y éstas pueden desaparecer, pero si permanecen en la planta, la digestibilidad de la materia seca disminuye rápidamente.

Sequía

Aunque las características de las plantas adaptadas a la sequía (mayor grosor de las paredes celulares, mayor espesor de la cutina, tejidos altamente lignificados) se asocian con bajas digestibilidades, la falta de agua, en general, tiene poco efecto sobre la digestibilidad del forraje y la mayor parte de sus efectos son positivos a este respecto.

Cuando la sequía es tan elevada que causa la muerte de las plantas o de sus hojas, disminuye la digestibilidad del forraje. Pero si se trata de una sequía menos aguda, la mayor parte de los autores señalan que la falta de agua no influye en la digestibilidad o incluso la mejora, porque limita el crecimiento de los tallos. Existe reiterada información que indica que el contenido de paredes y de lignina es más bajo cuando el forraje sufre sequía, lo cual está en contradicción con la creencia general de que las plantas desarrolladas en condiciones de sequía tienen mayor proporción de tejidos de sostén con paredes gruesas y lignificadas.

Tabla 9.9
Efecto de la sequía sobre la producción y el contenido de membranas celulares de diversas gramíneas (adaptada de BUXTON y FALES, 1994).

Especie	Parte de la planta	Rendimiento (t/ha)		FND (g/kgMS)	
		Control	Sequía	Control	Sequía
Dactilo	Limbo			558	546
	Tallo			683	-
	Total	4,0	2,7	584	546
Fleo	Limbo			549	556
	Tallo			694	556
	Total	4,7	2,7	606	559
<i>Bromus inermis</i>					
	Limbo			561	560
	Tallo			728	645
	Total	4,7	2,7	628	592

La concentración de paredes (% FND) es la característica que parece ser más afectada por el estrés hídrico (tabla 9.9). La cantidad de carbono fotosintetizado se destina, preferentemente, a mantener un elevado nivel de azúcares solubles en las células para favorecer el ajuste osmótico y, consecuentemente, se reduce la incorporación del mismo a las paredes.

Por otra parte, se ha sugerido que una elevada tasa de transpiración (facilitada por una adecuada disponibilidad de agua en el suelo) contribuye a reducir la digestibilidad del forraje, al favorecer el desarrollo de los vasos conductores en la planta.

Elementos minerales

El efecto del *nitrógeno* sobre la digestibilidad del forraje es pequeño y puede ser variable, ya que:

- favorece la formación de tejidos nuevos, con bajo contenido de paredes y de lignina;
- favorece también el desarrollo de los tallos, aumentando la importancia de las paredes;
- favorece, por fin, la senescencia de las hojas, lo que conlleva un mayor contenido de paredes y de lignina.

La aplicación de diversos minerales (P, K, Ca, etc.) como fertilizantes parece tener pequeña o nula incidencia sobre la dMO. Tan sólo la aplicación de azufre en suelos empobrecidos en este mineral mejora la digestibilidad, lo que se explica por su efecto sobre la capacidad digestiva de las bacterias del rumen y no por modificación de la anatomía de las plantas.

Plagas y enfermedades

Las plantas enfermas tienen, en general, menor digestibilidad e inferior concentración de carbohidratos no estructurales que las plantas sanas.

Las plantas resistentes a enfermedades presentan unas barreras (ceras, cutina, etc.) y reaccionan dando unos compuestos químicos (alcaloides, fenoles, etc.) que se caracterizan por limitar la digestibilidad. No obstante, cuando las plantas están sanas estos mecanismos de resistencia parecen tener poco efecto.

Los ataques de insectos reducen, básicamente, la producción de MS/ha, pero en algunos casos, si atacan a las hojas, pueden también afectar negativamente a la digestibilidad del forraje.

9.3.5. Conservación del forraje

La digestibilidad de la materia orgánica de los forrajes conservados depende, principalmente, de la del forraje verde en el momento de ser cosechado.

Las modificaciones de dMO debidas a la conservación pueden ser muy variables, aunque en general son poco importantes; en cambio, suelen ser más importantes las variaciones del contenido proteico y de carbohidratos solubles (y, por diferencia, de carbohidratos estructurales), las cuales afectan al valor nutritivo del forraje (tabla 9.10).

El método de conservación suele tener poco efecto sobre el contenido de paredes, pero puede afectar en gran medida al contenido de compuestos solubles.

Ensilado

La dMO del forraje verde no cambia significativamente al ensilarlo, en la mayoría de los casos. No obstante, el valor nutritivo y la ingestibilidad (apartado 10.5.5) de los productos ensilados son inferiores a los del forraje de procedencia, especialmente cuando éste tiene un elevado contenido de humedad.

La dMO de los ensilados directos de gramíneas pratenses y de maíz es próxima a la de los forrajes verdes de procedencia. El hecho de que



Figura 9.14. El maíz ensilado puede mantener la digestibilidad del forraje inicial.

se mantenga la digestibilidad a pesar de la pérdida de componentes solubles, y del consecuente incremento del contenido de fibras, se debe a que, paralelamente, aumenta la digestibilidad de los constituyentes parietales, a causa de las modificaciones introducidas por la actividad microbiana y enzimática.

Tabla 9.10
Modificaciones de la composición química y de la digestibilidad, medida in vivo con carneros, de los forrajes conservados en comparación con los forrajes verdes de procedencia (DEMARQUILLY y col., 1995).

Tipo de forraje	Contenido (%MS) de		dMO
	PB	FB	
Gramíneas deshidratadas	0	-0,7	0,011
Heno de gramíneas			
Secado con buen tiempo	-0,8	+2,1	0,039
Secado en < 10 días, lluvia	-1,6	+4,3	0,059
Secado en > 10 días, lluvia	-1,4	+5,5	0,093
Ensilado de gramíneas			
Corte directo	+0,4	+3,2	0,010
Corte directo + á. fórmico	+0,2	+2,4	0,010
Prehenificado	-0,3	+0,9	0,020

No obstante, la dMO disminuye en ensilados prehenificados, en ensilados realizados con adición de formol o en el caso de que un elevado contenido de agua provoque elevadas pérdidas de sustancias solubles. Según Rotz y Muck (1994), incluso con un buen manejo del ensilado se pierden carbohidratos altamente digestibles (principalmente por respiración a lo largo del período de almacenaje y al vaciar el silo) y, como consecuencia, la digestibilidad del producto baja entre 20 y 70 g/kgMS.

La digestibilidad real de las materias nitrogenadas de los ensilados parece disminuir. Hay que tener en cuenta que disminuye el contenido de proteínas, debido a los procesos proteolíticos y a las subsecuentes pérdidas de aminoácidos en forma de amoníaco o de aminos solubles.

Henificado

La importancia de la disminución de la dMO del heno en relación con el forraje verde de procedencia depende, en gran medida, de las pérdidas ocurridas durante el proceso de henificación, aunque pueden producirse nuevas pérdidas durante el almacenamiento.

Durante la henificación se pueden producir: 1) pérdidas de azúcares solubles, por respiración de la planta; 2) pérdida mecánica de hojas y 3) pérdidas de constituyentes celulares, por lixiviación.

Estas pérdidas son muy variables: pueden ser mínimas en heno secado con buen tiempo, pero aumentan con la duración del período de henificación, a causa del mal tiempo y la presencia de lluvias.

La disminución de la digestibilidad de la materia orgánica de los henos se explica por el aumento del contenido de paredes celulares, como consecuencia de la disminución de los glúcidos solubles.

La lluvia ocasiona una pérdida substancial de digestibilidad (por lixiviación y por respiración microbiana) y un incremento en la concentración de fibras, que es tanto mayor cuanto mejor sea la calidad del forraje inicial.

Las pérdidas de digestibilidad durante el almacenaje (en su mayor parte debidas a la respiración de microorganismos) suelen ser escasas si el heno contiene menos del 16% de humedad. No obstante, si es empacado excesivamente húmedo (niveles superiores al 17-18% de agua por kg de MS) se calienta. Los henos calentados son más ricos en proteína bruta y más pobres en celulosa (por lo que, analíticamente, parecen mejores) pero la digestibilidad de la materia orgánica y, sobre todo, la de las proteínas ha disminuido considerablemente, debido a que tienen lugar las reacciones de Maillard entre glúcidos y aminoácidos, y dan complejos indigestibles, responsables del tostado del heno (tabla 9.11).

Tabla 9.11
Modificaciones de la composición química y de la digestibilidad debidas al calentamiento de los henos (adaptado de DEMARQUILLY y col., 1995).

Tipo de heno	Composición (% MS)		Digestibilidad		
	PB	FB	dMO	dPB	dFB
Normal	13,6	31,9	59,6	58,7	66,6
Ligeramente calentado	14,0	29,7	56,8	39,6	65,8
<i>Diferencia</i>	+ 0,4	-2,2	2,8	-19,1	-0,7
Normal	12,6	32,2	60,6	56,0	66,6
Calentado	13,0	30,5	53,5	23,2	64,4
<i>Diferencia</i>	+0,4	-1,7	-7,1	-32,8	-2,2
Normal	15,6	29,9	59,3	59,6	66,8
Fuertemente calentado	16,2	25,9	45,7	10,1	58,8
<i>Diferencia</i>	+0,8	-4,0	-13,5	-49,5	-8,0
Normal	14,6	33,1	65,2	47,0	79,5
Muy fuertemente calentado	15,6	29,2	43,5	0,9	57,1
<i>Diferencia</i>	+1,0	-3,9	-21,7	-46,1	-22,4

9.4. Evolución de la digestibilidad de las gramíneas

9.4.1. Gramíneas *pratenses*

Durante el **primer ciclo** la digestibilidad de una especie depende casi exclusivamente de su *estadio de desarrollo* (véase la figura 9.15) de modo que presenta valores elevados y máximos al principio del crecimiento y disminuye, primero lentamente, aunque la disminución se precipita a partir de un estadio situado entre el de «espiga a 10 cm» y el inicio de espigado. La influencia varietal es débil y los factores externos muestran así mismo poca incidencia, ya que la digestibilidad de una planta en un estadio dado es sensiblemente la misma, sea cual fuere el lugar, el año o el abonado nitrogenado aportado.

En un mismo estadio existen diferencias de digestibilidad entre especies, pero en conjunto el factor de variación más importante lo constituye el estadio.

En los **ciclos siguientes**, la digestibilidad, para un estadio determinado, es inferior a la del primer ciclo, pero disminuye con menor rapidez

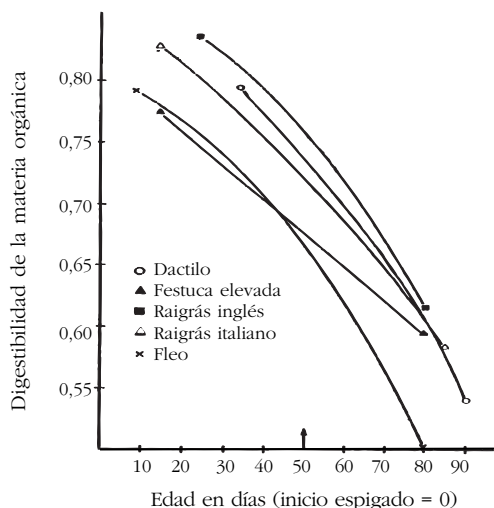


Figura 9.15. Evolución de la digestibilidad de la materia orgánica a lo largo del primer ciclo de las gramíneas *pratenses* (DEMARQUILLY y ANDRIEU, 1988).

con la edad. Las *temperaturas elevadas* ejercen un claro influjo negativo. La *especie* y el *cultivar* tienen mayor incidencia que en el primer ciclo.

9.4.2. Maíz

Desde la floración hasta la madurez del grano la digestibilidad de una planta completa de maíz es prácticamente constante, e incluso puede aumentar, ya que el incremento del peso de la espiga (con una digestibilidad superior al 83%) en el conjunto del forraje equilibra la disminución de la digestibilidad del resto de la planta (entre 70 y 60%).

Se ha comprobado que, incluso en el caso de dificultad de polinización y consecuente disminución de la producción de grano, la digestibilidad del conjunto de la planta no resulta gravemente afectada (figura 9.16), ya que los carbohidratos que normalmente se acumulan en el grano permanecen retenidos en el tallo.

El efecto del *cultivar* puede ser importante y llegar a representar diferencias de hasta cinco puntos en la digestibilidad del forraje. Teniendo en cuenta la estructura de la planta y la diversa digestibilidad de cada una de sus partes (tabla 9.12),

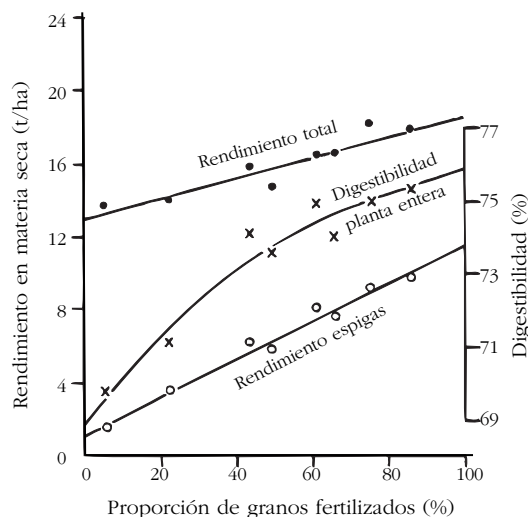


Figura 9.16. Efecto de la producción de grano o rendimiento en espigas sobre la digestibilidad del forraje de maíz (adaptada de DEINUM y STRUIK, 1986).

Tabla 9.12
Distribución de la materia seca del maíz para ensilar en el momento de la cosecha y digestibilidad de las diversas partes (DEINUM y STRUIK, 1986).

Parte de la planta	Contribución al Rto. (%)	Contenido en MS (%)	Digestibilidad (%)
Panícula	1,3	53,8	47,6
Grano	43,5	43,1	88,6
Zuro	10,1	33,1	68,4
Espatas + pedúnculo	11,8	24,8	65,5
Nervio hoja	2,1	26,8	56,3
Mesófilo hoja	9,2	35,9	76,7
Vaina hoja	4,5	28,8	55,6
Tallo (corteza)	13,2	18,3	54,4
Médula del tallo	4,3	12,2	73,6
Planta entera	100	29,3	75,4

se puede destacar la aportación de la mejora genética, que ha incidido en dos direcciones: aumentando el peso del grano en el conjunto de la materia seca y mejorando la digestibilidad de sus componentes.

Así, por ejemplo, se ha repetido que el mejor maíz para forraje es aquel que produce más grano, para destacar la importancia que supuso para la digestibilidad del forraje el incremento del peso del grano en el conjunto de la planta.

La digestibilidad de la espiga presenta poca variabilidad entre los distintos cultivares; en cambio, se observa mayor variabilidad respecto a la digestibilidad del tallo. Las principales diferencias se establecen en relación con la digestibilidad de la pared celular y son poco importantes respecto al contenido de paredes.

Ello no obstante, en híbridos comerciales ensayados en nuestras condiciones, Bosch y colaboradores (1992) han concluido que la máxima cantidad de materia seca digestible se alcanza a través de los componentes productivos (producción de grano) y no a través de los componentes de calidad nutritiva de la parte vegetativa, lo que se atribuye a la importancia de la mazorca y a la escasa variación en el contenido de pared celular.

La *temperatura* es el factor del medio que afecta en mayor medida a la digestibilidad del forraje de maíz, habiéndose establecido que un aumento de la temperatura de 10 °C puede ocasionar una pérdida de 3 puntos de su digestibilidad.

Las condiciones de cultivo afectan de modo poco importante. No obstante, con altas densidades de siembra puede aumentar la importancia de los tallos y, como consecuencia, disminuir la digestibilidad del forraje.

9.4.3. Cereales de invierno

El forraje de los cereales de invierno tiene una digestibilidad próxima al 80% al principio del encañado. A continuación disminuye rápidamente, tal como sucede en las gramíneas pratenses, pero puede estabilizarse, e incluso recuperarse ligeramente, en el estadio de grano lechoso y alcanzar valores comprendidos entre el 58% y el 63%, muy inferiores, no obstante, a los iniciales. En este caso, a diferencia de lo que sucede en el maíz, la aportación del grano no permite recuperar las pérdidas de digestibilidad del tallo, lo que se explica tanto por el inferior peso del grano como por la mayor pérdida de digestibilidad de los tallos.

Las diferencias de comportamiento entre especies son importantes; como consecuencia, varía el estadio que se considera óptimo para su aprovechamiento como cereales inmaduros (aunque ello depende también del nivel de exigencias del animal consumidor). Así:

- en la *avena*, es la floración (para algunos autores hasta llegar al estadio de grano lechoso), a causa de la menor importancia relativa del grano;
- en la *cebada*, es el estadio de grano pastoso;
- en el *trigo*, es el inicio de grano pastoso;
- en el *triticale*, en grano lechoso-pastoso;
- en el *centeno*, es el espigado, ya que a partir de este estadio la lignificación de su tallo es muy rápida.

Dentro de una misma especie, pueden existir diferencias entre cultivares, a causa de la diversidad de alturas de las plantas y del peso de los tallos e inflorescencias en el conjunto de la materia seca del forraje. No obstante, en general, las diferencias de digestibilidad resultan superiores cuando se trata de forraje correspondiente a distintos estadios de un mismo cultivar que cuando se compara el forraje de distintos cultivares en el mismo estadio.

9.5. Predicción de la digestibilidad del forraje de gramíneas

Disponer de datos ajustados sobre la digestibilidad del forraje es muy importante para la formulación de dietas para los rumiantes y para la valoración económica de los forrajes. Dado que las referencias de tipo general sobre digestibilidad tienen escaso interés, es muy importante disponer de métodos rápidos y precisos para la estimación de la misma.

La digestibilidad de los forrajes se mide directamente con animales (métodos *in vivo*). La mayor parte de los valores de los coeficientes de digestibilidad se han obtenido con ganado ovino, alimentado a niveles de mantenimiento. Estos datos pueden ser convertidos en valores aptos para ganado vacuno, debido a que existe una gran similitud entre la capacidad digestiva de ambas especies.

Además de los sistemas más complejos que incluyen mediciones calorimétricas y sofisticadas instalaciones, las mediciones *in vivo* se pueden realizar:

1. Controlando la ingestión y la excreción de animales individuales, colocados en las llamadas *cajas metabólicas* (figura 9.17), o bien mediante el uso de *bolsas* aplicadas a cada animal para controlar su excreción.
2. Utilizando *marcadores externos* (Cr_2O_3 , por ejemplo) o *marcadores internos* (constituyentes del propio alimento, como la lignina o los alcanos) con animales situados en condiciones de producción. El principio descansa en que, tras alcanzar el equilibrio en el tracto digestivo (sólo para los marcadores externos), la ingestión diaria de marcadores es igual a su excreción fecal, al suponer que dichos marcadores son completamente indestructibles.

Las medidas *in vivo*, no obstante, resultan largas y costosas. Por ello, si bien se hacen imprescindibles como método de referencia, se han buscado otros procedimientos, basados en:

1. El *estadio* o la *edad* de las plantas. Dada la estrecha relación entre la digestibilidad y el estadio de desarrollo del forraje (apartado

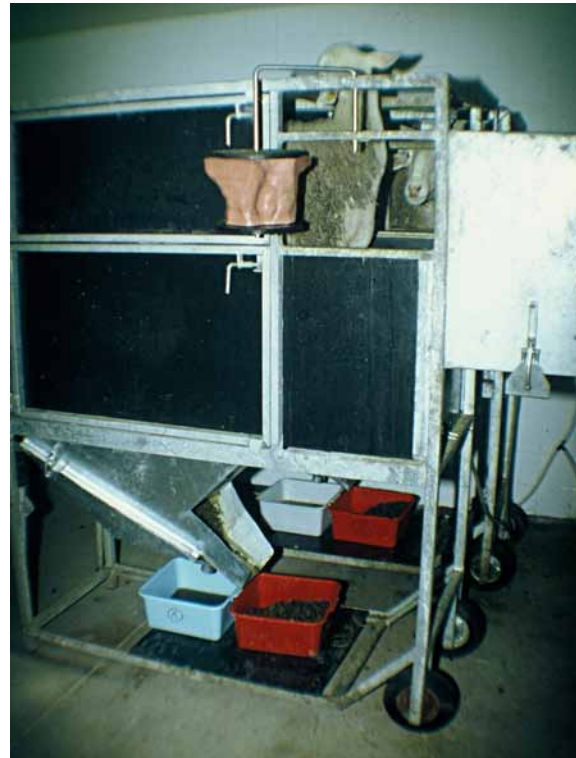


Figura 9.17. Cajas metabólicas para medición de la digestibilidad de los forrajes con ganado ovino en la Facultat de Veterinària de la UA de Barcelona.

9.3.3.), en Francia se preconiza la utilización de las *Tablas del Valor Nutritivo de los Forrajes* (Andrieu y col., 1988) o de ecuaciones que relacionan la edad de la planta con la digestibilidad, para dicha predicción (tabla 9.13).

2. *La composición química de los forrajes* (contenidos en FB, PB, FND, FAD, LAD, etc.). Aunque se trata de métodos ampliamente utilizados, actualmente tienden a ser abandonados porque, en algunos casos, dan resultados poco fiables.
3. *Métodos microbiológicos de aproximación ruminal* basados en la utilización de los microorganismos ruminales: digestibilidad *in vitro* y degradabilidad *in sacco*. Estos sistemas tratan de simular el proceso digestivo tal como ocurre *in vivo*. En los laboratorios de investigación han substituido a los métodos químicos. No obstante, se prevé que estas técnicas queden circunscritas a unos pocos laboratorios, debido a la presión de la opinión pública contraria a la utilización de animales fistulizados (*animal welfare*).

4. *Métodos enzimáticos*, que tratan de reproducir la actividad de los microbios del rumen utilizando enzimas celulolíticas de diversa procedencia.
5. Utilización del *espectrofotómetro de reflectancia en el infrarrojo cercano* o NIRS. Actualmente es el método que presenta mejores perspectivas, si bien precisa la obtención de cuidadosas comprobaciones con ensayos realizados *in vivo*.

Los parámetros analíticos obtenidos por cualquiera de los procedimientos substitutorios mencionados se aplican a unas ecuaciones de regresión que permiten calcular una estimación de la digestibilidad *in vivo* de la materia orgánica (tabla 9.13).

Teniendo en cuenta que se trata de ecuaciones determinadas al correlacionar los resultados obtenidos por el método *in vivo* y los obtenidos por el método substitutorio, y que estos resultados fueron establecidos en unas condiciones concretas y con unos forrajes determinados, solamente será oportuno aplicar aquellas ecuaciones a un forraje concreto cuando éste proceda de una situación similar a la que sirvió para obtener la ecuación de referencia.

Por lo tanto, se hace hincapié en que las ecuaciones no deben utilizarse nunca para valorar muestras cuyas características no les permitan ser incluidas en la población que se usó para la obtención de las mismas.

9.5.1. Estadio y edad de la planta

En las tablas INRA (Andrieu y col., 1988) se presentan los valores de la digestibilidad de los forrajes según su estadio de desarrollo.

No obstante, se presenta el inconveniente de que a menudo no se conoce el estadio ni la edad del forraje que se trata de valorar. Por otra parte, las mencionadas tablas se refieren a forrajes producidos en unas condiciones que se diferencian de las propias de nuestra situación.

La posterior publicación de las *Tablas del valor alimenticio para los rumiantes de los forrajes y subproductos de origen mediterráneo* (Alibés y Tisserand, 1990) permite tener, en este sentido, una mejor aproximación a nuestra realidad productiva.

9.5.2. Fibra bruta

El contenido en fibra bruta (FB) de un forraje constituye, generalmente, un buen criterio para la predicción de su digestibilidad, siempre que las ecuaciones de regresión que se utilicen sean las adecuadas. En cualquier caso, hay que considerar este método como el precursor de los métodos actuales.

Las referidas ecuaciones deben ser adaptadas a los distintos forrajes: especie, estadio, número de corte, etc., ya que el efecto del contenido en FB varía según la familia botánica (gramíneas o leguminosas) e incluso con el clima. La precisión se mejora, sobre todo para henos, cuando se asocia al contenido de FB el contenido de proteína bruta del forraje (tabla 9.13).

Cuando la planta envejece la previsión es peor, lo que se explica porque el contenido de fibra bruta aumenta poco o no aumenta, mientras que la digestibilidad continúa disminuyendo.

Una crítica general que se ha hecho a este método es que las distintas determinaciones no se corresponden con componentes químicos concretos, especialmente los extractivos no nitrogenados. También se ha censurado porque es muy sensible a pequeños cambios metodológicos y, como consecuencia de ello, porque la reproductibilidad entre diversos laboratorios no suele ser muy elevada.

9.5.3. Las fibras de Van Soest

El análisis de Van Soest con detergentes (apartado 7.3.1) permite una mejor descripción de los componentes fibrosos del forraje desde el punto de vista nutricional, pero no tanto desde el punto de vista botánico, ya que la FND, por ejemplo, no contiene todos los carbohidratos de las paredes celulares sino sólo los que son insolubles o parcialmente insolubles.

Entre los distintos criterios de estimación propuestos a partir de las fibras de Van Soest, el más utilizado es el que se basa en la *fibra ácido detergente* (es el método oficial en EUA), por su mayor rapidez, bajo coste y mejor reproductibilidad y por dar, en general, predicciones de la digestibilidad ligeramente mejores que las obtenidas a partir del método de Weende (Giger-Reverdin, 1995).

Tabla 9.13

Ecuaciones de regresión para el cálculo de la digestibilidad de los forrajes obtenidas siguiendo diversos procedimientos analíticos.

Tipo de forraje	Ecuación de predicción	S _e	R	Referencia
1. A partir de la edad de la planta (E en días, siendo espigado + 50)				
Gramíneas pratenses (1 ^{er} ciclo)	$dMO = 85,7 - 0,1474 E - 0,002158 E^2 + Q$	± 2,4	0,94	ANDRIEU y WEISS, 1981
Raigrás italiano	$dMO = 86,3 - 0,2042 E - 0,00147 E^2$	± 2,0	0,92	ANDRIEU y col., 1981
Sorgo forrajero	$dMO = 77,7 - 0,38 E + 0,001953 E^2$	± 2,0	0,87	ANDRIEU y col., 1981
2. A partir del análisis de los principios inmediatos				
Gramíneas de clima templado	$dMO = 59,7 + 0,083 PB$	± 6,2	-	MINSON y KEMP, 1961
Gramíneas pratenses (1 ^{er} ciclo)	$dMO = 61,0 + 0,2122 PB - 0,000434 PB^2 - 0,000110 FB^2 + Q$	± 2,9	0,92	ANDRIEU y WEISS, 1981
Raigrás italiano	$dMO = 90,7 - 0,000249 FB$	± 3,0	0,91	ANDRIEU y col., 1981
Sorgo	$dMO = 0,664 + 0,000803 PB - 0,0003387 FB$	± 2,0	0,88	ANDRIEU y col., 1981
Forraje de maíz	$dMO = 91,16 - 0,033FB - 0,069PB - 0,068 czas - 0,20 MS$	± 1,77	0,80	AUFÈRE y col., 1992
3. A partir de las fibras de Van Soest				
Gramíneas C3	$dMS = 100,3 - 0,97 FAD$	± 5,5	0,62	REID y col., 1988
Gramíneas C4	$dMS = 87,7 - 0,78 FAD$	± 3,4	0,67	REID y col., 1988
Maíz planta entera	$dMO = 83,57 - 0,022 FAD - 0,378 LAD + 0,071 cenizas$	± 1,91	0,70	AUFÈRE y col., 1992
Ensilado de maíz	$dMO = 83,05 - 0,45 LAD$	± 2,5	0,77	FERRET y col., 1997
Heno de gramíneas	$dMO = 87,3 - 3,25 LAD$	± 3,1	0,82	AERTS y col., 1977
“ “ (ecuación aditiva)	$dMO = 6,11 + 0,77 (100 - FND) + 0,79 FND * dV FND$	± 4,1	0,88	AERTS y col., 1977
4. A partir de la digestibilidad <i>in vitro</i> según TILLEY y TERRY (X₁)				
Forrajes en general	$dMS = 0,99 X_1 - 1,01$	± 2,31	-	TILLEY y TERRY, 1963
Gramíneas C3	$dMS = 1,01 X_1 + 0,52$ $dMS = 1,20 X_1 - 13,6$	± 1,46 ± 1,85	0,92 -	TERRY y col., 1978 OMED y col., 1989
Gramíneas C4	$dMS = 0,83 X_1 + 11,5$ $dMO = 1,27 X_1 - 12,5$	± 2,40 ± 3,78	- -	MCLEOD y MINSON, 1969 NAVARATNE y col., 1990
Heno de gramíneas	$dMO = 0,82 X_1 + 12,4$ $dMO = 0,867 X_1 + 10,4$	± 4,9 ± 1,3	0,93 0,92	AERTS y col., 1977 DE BOEVER y col., 1988
Ensilado de maíz	$dMO = 0,798 X_1 + 15,1$	± 1,5	0,81	DE BOEVER y col., 1988
Ensilado de gramíneas	$dMO = 0,686 X_1 - 0,207 cenizas + 24,2$	± 1,6	0,95	DE BOEVER y col., 1988
5. A partir de la desaparición de MS en bolsas de nilón, a las 48 horas (X₂)				
Forrajes verdes	$dMO = 0,747 X_2 + 9,35$	± 2,71	0,90	DEMARQUILLY y CHENOST, 1969
Ensilados	$dMO = 0,795 X_2 + 5,02$	± 2,79	0,92	DEMARQUILLY y CHENOST, 1969
Henos	$dMO = 1,038 X_2 + 9,97$	± 3,59	0,77	DEMARQUILLY y CHENOST, 1969
Heno de gramíneas	$dMO = 0,69 X_2 + 13,5$	± 3,78	0,96	AERTS y col., 1977
Ensilado de gramíneas	$dMO = 0,90 X_2 - 0,3$	± 9,09	0,89	AERTS y col., 1977
Ensilado de maíz	$dMO = 98,28 - 0,07 (b)$	± 2,2	0,86	FERRET y col., 1997

Tabla 9.13 (continuación)

Ecuaciones de regresión para el cálculo de la digestibilidad de los forrajes obtenidas siguiendo diversos procedimientos analíticos.

Tipo de forraje	Ecuación de predicción	Se	R	Referencia
6. A partir de la solubilidad con enzimas celulolíticas (X₃)				
Forraje de gramíneas	dMO = 0,56 X₃ + 34,72	± 2,9	0,93	JONES y HAYWARD, 1975
	dMO = 0,790 X₃ + 12,3	± 2,3	0,92	AUFRÈRE, 1982
	dMO = 0,875 X₃ + 9,19	± 1,96	0,97	AUFRÈRE y DEMARQUILLY, 1989
	dMS = 0,76 X₃ + 25,06	± 2,03	-	OMED y col., 1989
Heno de gramíneas	dMS = 0,56 X₃ + 34,72	± 1,8	0,96	TERRY y col., 1978
	dMS = 0,69 X₃ + 20,32	± 2,7	0,94	GOTO y MINSON, 1977
	dMO = 0,685 X₃ - 0,740 cenizas + 28,3	± 1,3	0,92	DE BOEVER y col., 1988
	dMO = 0,875 X₃ + 6,0	± 1,96	0,97	AUFRÈRE y DEMARQUILLY, 1989
Ensilado de gramíneas (balas redondas)	dMO = 0,499 X₃ - 0,432 cenizas + 37,7	± 2,1	0,91	DE BOEVER y col., 1988
	dMO = 0,749 X₃ + 180	± 2,53	0,92	GIVENS y col., 1993
Ensilado de maíz	dMO = 0,650 X₃ + 23,5	± 2,58	0,80	GIVENS y col., 1995
Paja de cereales	dMS = 1,08 X₃ + 24,41	± 2,58	-	OMED y col., 1989
<p>(b) = constante de la ecuación $p = a + b(1 - e^{-ax})$ EE = extracto etéreo FND = fibra neutro detergente Cl = número de ciclo ENN = extractivos no nitrogenados LAD = lignina ácido detergente dMO = digestibilidad de la materia orgánica FB = fibra bruta PB = proteína bruta dMS = digestibilidad de la materia seca FAD = fibra ácido detergente Q = coeficiente propio de cada especie</p>				

No obstante, para forrajes envejecidos, tiene la misma limitación que este último.

La relación entre la FAD y la digestibilidad depende del tipo de forraje, por lo que hay que establecer ecuaciones de predicción para cada uno de ellos; a pesar de ello, las ecuaciones que sólo integran la FAD tienen un limitado valor predictivo (Reid y col., 1988 y tabla 9.13).

La calidad de la fracción FND y la de las mismas paredes celulares es variable como consecuencia de que la lignificación la puede afectar en diversa medida. Ello explicaría por qué la *fibra neutro detergente* resulta inferior a la FAD y a la FB para predecir la digestibilidad de los forrajes. Por el contrario, representa con gran precisión la fibra basta insoluble de los alimentos que estimula la rumiación y el funcionamiento del rumen, lo que resulta vital para el mantenimiento de la flora del mismo.

La estimación de la digestibilidad a partir de la *lignina* parece ser el método químico que permite mayor precisión, ya que dicho componente es el responsable de la indigestibilidad de las paredes. No obstante, no se ha encontrado uniformidad entre el contenido en lignina y la digestibilidad del alimento (Giger, 1985 y Van Soest, 1993), lo que

se explica en parte por la dificultad en determinar correctamente dicho componente químico, pero al mismo tiempo por la variabilidad de la relación entre la lignina y los restantes componentes de la pared celular (Giger-Reverdin, 1995).

De un modo general, la precisión de la predicción de la digestibilidad a partir de la FND, de la FAD y de la LAD, no es muy superior a la correspondiente a la FB cuando se trata de análisis realizados en forrajes de una misma especie. En cambio, cuando se analizan diversas especies a la vez, dicha predicción es muy superior, especialmente si se aplica la *ecuación aditiva* (Goering y Van Soest, 1970).

Según el propio Van Soest (1994), el uso de la FND y de la FAD para predecir, por medio de ecuaciones de regresión directas, el valor de los forrajes no es aconsejable, porque así se ignora la base fisiológica que relaciona los componentes fibrosos con la digestibilidad. La digestión de los componentes fibrosos está limitada por la lignificación y ésta varía ampliamente en función del ambiente, de la temperatura, de la especie vegetal, etc. Por ejemplo, al variar la luz y la temperatura durante el desarrollo de las plantas pueden crearse asociaciones positivas o negativas con la digestibilidad o ninguna correlación con la misma.

9.5.4. Digestibilidad in vitro

Para determinar la digestibilidad in vitro se utiliza el jugo ruminal, procurando reproducir las condiciones del rumen en cuanto a temperatura, pH y anaerobiosis. Después de una fermentación inicial que simula el proceso digestivo en el rumen, se procede a la solubilización del residuo de materia seca, bien por ácido-pepsina o bien por detergente neutro, y se determina la cantidad de materia seca desaparecida.

De todos los métodos propuestos para dicha determinación, se ha impuesto la técnica de Tilley y Terry (1963), que consiste en incubar una pequeña muestra de forraje (unos 0,5 g) con 10 ml de jugo ruminal y 40 ml de solución tampón, en condiciones anaeróbicas y temperatura constante durante 48 horas. La fermentación se para y el residuo es digerido, durante otras 48 horas, con una solución de ácido + pepsina. Esta técnica permite la obtención de resultados más satisfactorios que los métodos químicos y resulta suficientemente rápida y poco costosa.

Desde que se introdujo dicha técnica se ha usado ampliamente para la predicción de la digestibilidad de muchos forrajes (tabla 9.13). Se ha mostrado como un procedimiento preciso, exacto y fiable para la predicción de la digestibilidad *in vivo* para un amplio abanico de alimentos.

Como limitaciones de esta metodología (Ayres, 1991) se presenta el hecho de que la actividad enzimática del licor ruminal puede no mantenerse en un nivel constante (según el animal, la dieta, etc.), lo que dificulta la reproductibilidad. No obstante, siempre que exista un alto grado de estandarización, la repetibilidad para un mismo laboratorio es razonablemente satisfactoria, aunque la repetibilidad entre laboratorios no lo sea cuando se trata de mezclas con menos del 60% de materia orgánica digestible (Hvelplund y col., 1995). También se cita como inconveniente la necesidad de mantener animales fistulizados y el coste que ello representa.

Modificaciones propuestas a la metodología inicial son las siguientes:

1. Reeemplazar el ácido-pepsina por detergente neutro para acortar el proceso y reducir el trabajo.
2. Medir el gas producido en vez de la materia seca digerida. Se puede reducir el tiempo necesario para la determinación, pero se pierde precisión y debe aumentarse el número de repeticiones (Weis, 1994).
3. Utilizar líquido preparado a partir de heces de ovino para sustituir el líquido ruminal. Esta técnica se presenta como muy ventajosa, pues se trata de un método rápido, barato y apropiado para operaciones en serie y tiene la ventaja adicional de no requerir animales fistulizados (El Shaer y col., 1987).



Figura 9.18. Vaca fistulizada utilizada para proporcionar jugo ruminal para las estimación de la digestibilidad in vitro (Lusignan, Francia, 1969).

9.5.5. Degradabilidad in sacco

La degradabilidad *in sacco* o *in situ* se estima introduciendo una muestra de forraje en saquitos de tela de características establecidas e incubándolos en el rumen del animal.

El estudio de la cinética de degradación de los alimentos en el rumen, con incubación en el mismo durante períodos de tiempo establecidos, permite caracterizar la resistencia de aquéllos a la degradación microbiana y estimar su digestibilidad, con precisión a menudo superior a la obtenida por el método de la digestibilidad *in vitro* de Tilley y Terry.

En presencia de las enzimas microbianas cada uno de los constituyentes de los alimentos ofrece una resistencia mayor o menor a ser degradado. En su conjunto, se determina así la velocidad a la que el alimento es digerido en el rumen y la importancia de la degradación, denominada *degradabilidad*, parámetro equivalente a los obtenidos por los métodos *in vitro* o bien por los enzimáticos.

Hay que tener en cuenta que, en la práctica, el alimento consumido por el animal no es degradado en su totalidad, ya que lo impide el ritmo de tránsito del mismo. Por otra parte, la degradación máxima posible no siempre se correlaciona con el ritmo de degradación, característica que es del máximo interés. Por ello, la técnica puesta a punto por Ørskov y McDonald (apartado 8.2.1), primero para proteína y posteriormente para fibra, constituye un método útil para la descripción de esta característica del alimento.

Este método permite explicar, asimismo, las diferencias de digestibilidad entre distintos forrajes. Así, en la figura 9.19 se aprecia cómo el grano de cebada es degradado más rápidamente que el forraje de maíz, el cual, sin embargo, puede llegar a ser degradado en mayor medida que aquél; las hojas de dactilo en estadios avanzados del ciclo siguen la misma pauta de degradación que el maíz durante las primeras horas de su permanencia en el rumen, pero presentan una degradación potencial inferior a aquél; por otra parte, puede observarse cómo estas mismas hojas son degradadas más rápidamente y en mayor medida que los tallos de la propia planta; la paja de trigo, por último, se degrada en menor medida y más lentamente que los alimentos anteriores.

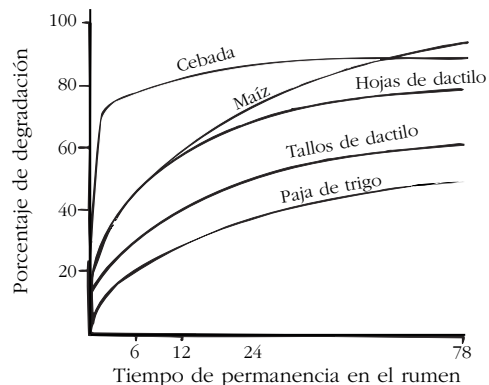


Figura 9.19. Cinética de la degradación de algunos productos de gramíneas (adaptada de JARRIGE, 1988).

El método de la degradabilidad resulta muy satisfactorio en el plano nutricional, ya que la muestra es situada en el mismo entorno que los alimentos ingeridos.

Como limitaciones al mismo se refieren las siguientes:

- Se presentan problemas de repetibilidad y de reproductibilidad.
- Se produce una desviación relacionada con el significado nutricional, ya que las muestras no sufren idéntico proceso que los alimentos ingeridos.
- No sirve para determinaciones rutinarias porque se necesitan demasiados animales.
- Falta todavía una adecuada estandarización: diámetro de la malla de los saquitos, tamaño de las partículas, etc. (Huntington y Givens, 1995).
- Se requieren muestras más amplias que para análisis *in vitro* y es más difícil de estandarizar entre laboratorios.
- Necesita disponer de animales fistulizados.

Como consecuencia, existen pocos trabajos que comparen los datos *in sacco* con la digestibilidad *in vivo*.

Por otra parte, a causa de la variación de las técnicas analíticas y la debida al animal, no puede desarrollarse ninguna ecuación universal sino que cada laboratorio debería generar la suya propia. Por ello las ecuaciones propuestas son simplemente orientativas.

9.5.6. Métodos enzimáticos

A partir de 1975 se han propuesto numerosos métodos para predecir la digestibilidad utilizando celulasas en substitución de los microorganismos ruminales. En general, estos sistemas incluyen un pretratamiento del forraje antes del tratamiento con celulasas. Los diversos métodos en uso se diferencian por el tipo de enzimas utilizadas y por el tipo de pretratamiento o postratamiento propuesto, por ejemplo: pepsina + ClH o soluciones detergentes, ácidas o neutras.

El pretratamiento con pepsina probablemente aumenta el acceso de la enzima a los compuestos parietales por solubilización de las hemicelulosas. El pretratamiento con soluciones neutro detergentes acorta el tiempo de tratamiento, pero los resultados obtenidos son ligeramente menos precisos que usando pepsina + ClH. Cuando el forraje contiene apreciables cantidades de almidón (ensilados de maíz o de cereales inmaduros, por ejemplo) se recomienda un pretratamiento con amilasas.

La procedencia de las celulasas afecta en gran medida su capacidad para digerir el forraje, tal como han puesto de manifiesto numerosos autores (Weiss, 1994). A pesar de ello, muchos tipos de celulasas han dado valores altamente correlacionados con la digestibilidad *in vivo* o con la digestibilidad *in vitro* según Tilley y Terry.

Estos métodos permiten una precisión tan buena como el método de la digestibilidad *in vitro* y de modo más simple y reproducible. No obstante, aunque se han preconizado como los substitutos de los métodos *in vitro*, por no precisar animales, hace falta mucho trabajo para validar la metodología, e incluso el proceso de obtención de enzimas, antes de que puedan ser utilizados en los laboratorios convencionales.

Como ventajas de estos métodos se destacan:

1. Son rápidos, reproducibles y económicos porque, a diferencia de los anteriores, no necesitan animales.
2. Pueden aplicarse a alimentos muy diversos con enzimas poco específicas.
3. Suelen ser más precisos que los métodos químicos.
4. Son suficientemente simples para ser usados en laboratorios de serie.

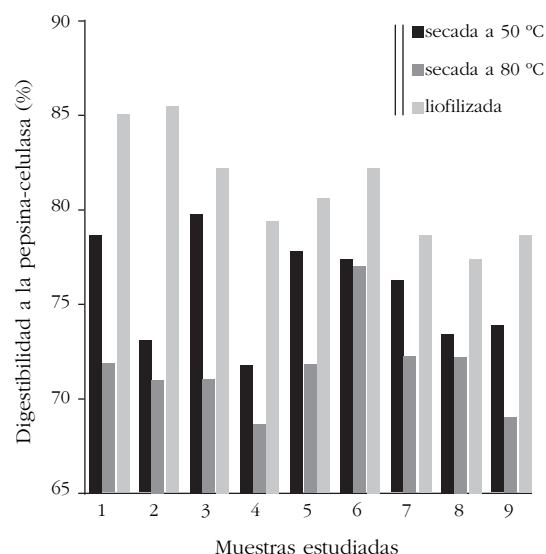


Figura 9.20. Influencia del acondicionamiento del forraje sobre la estimación de la digestibilidad por el método de la pepsina-celulasa (AUFÈRE y MICHALET-DOREAU, 1990).

Como principales limitaciones se señalan:

1. Las enzimas no se adaptan a todos los forrajes.
2. Fracasan en forrajes ricos en taninos.
3. El método de preparación de la muestra puede afectar a la digestibilidad. Así, los forrajes liofilizados dan mayores digestibilidades y entre los secados en estufa la digestibilidad es menor cuanto más altas hayan sido las temperaturas (figura 9.20).
4. Necesitan ecuaciones de predicción distintas según la familia botánica o la especie vegetal y según el modo de conservación del forraje, a diferencia de los métodos que utilizan el jugo ruminal.

En los laboratorios oficiales españoles se está introduciendo esta metodología modificada por Riveros y Argamenteira (1987). Para el pretratamiento se utiliza una solución neutro detergente y como celulasa *Onozua R-n 10*, «por ser la más económica de cuantas son más habituales en la bibliografía», aunque, según Muñoz y colaboradores (1995), convendría revisar el método para hacerlo más operativo.

9.5.7. La espectrometría de reflectancia en el infrarrojo cercano

Aunque esta técnica analítica en un principio se utilizó para la determinación de la composición química de los productos orgánicos (apartado 7.8.5), posteriormente se ha orientado a la predicción directa de la digestibilidad del forraje y, muy probablemente, desplazará a los restantes métodos predictivos a causa de su rapidez y de las ventajas señaladas con anterioridad.

En efecto, aunque la digestibilidad *in vivo* de los forrajes (y su ingestibilidad) son predichas con una precisión muy cercana al máximo que permite un sistema predictivo, el principal uso de la técnica NIRS hasta la fecha ha sido la predicción de los componentes químicos, ya sean los componentes del método de Weende (fibra bruta, proteína bruta, materia orgánica, etc.) o bien las fibras de Van Soest. A partir de la predicción de dichos constituyentes ha sido usada para estimar la digestibilidad según las correlaciones indicadas anteriormente (apartados 9.5.2 y 9.5.3).

No obstante, la predicción directa por NIRS del valor del forraje para su utilización por el animal debería ser más recomendable que la predicción secundaria usando la composición química como intermediario. Ya Norris y colaboradores (1976) demostraron la posibilidad de estimar directamente la digestibilidad *in vivo* de la materia seca. Muchos autores después de ellos han puesto de manifiesto que la técnica NIRS permitía predicciones de la digestibilidad *in vivo* superiores a las hechas con otros métodos (Shenk y Westerhaus, 1994).

A pesar de estos resultados, diversos investigadores se han preguntado cómo ello es posible, si lo que se mide con dicha técnica son los enlaces relacionados con grupos funcionales. Por esta razón, otros investigadores han desarrollado sus trabajos para examinar las frecuencias de ondas seleccionadas en las calibraciones con el objeto de ayudar a relacionar la química de las plantas y la digestión del animal (Clark y Lamb, 1991). Y se puede afirmar que el espectro NIR contiene tal cantidad de información que debería facilitar una comprensión fundamental del proceso digestivo (Coleman y Murray, 1993).

Por ello, Shenk y Westerhaus (1994 y 1995) afirman que uno de los objetivos fundamentales para



Figura 9.21. Detalle del sistema de presentación de la muestra en el espectrofotómetro InfraAlyzer 450 (Bran + Luebbe) de la Facultat de Veterinària de la Universitat Autònoma de Barcelona, apto tanto para muestras sólidas molidas como líquidas.

los próximos 25 años consiste en aprender a utilizar la espectrometría en el infrarrojo cercano para medir directamente la calidad de un alimento para el ganado, profundizando en el conocimiento de la absorción de las referidas longitudes de onda.

Actualmente, en Bélgica, Dinamarca y Alemania las calibraciones NIRS para la determinación de la digestibilidad son ampliamente usadas en diversos laboratorios sobre distintos tipos de forrajes. Una limitación de la estimación directa de la digestibilidad *in vivo* por la técnica NIRS es que no se adapta fácilmente a recalibraciones para mejorar el nivel de precisión al incorporar nuevas muestras de forraje, ya que las estimaciones *in vivo* que serían necesarias para ello resultarían laboriosas, lentas y costosas.

Por su parte, Lecomte y colaboradores (1996) ya han podido predecir en un forraje de raigrás inglés el contenido de MS, el porcentaje de PB, el contenido de cenizas y la digestibilidad enzimática de la materia orgánica.

9.6. Bibliografía

- AERTS, J.V., DE BRABANDER, D.L., COTTYN, B.G. y BUYSE, F.X., 1977. «Comparison of laboratory methods for predicting the organic matter digestibility of forages». *Anim. Feed Sci. Technol.*, 2, 337-349.
- ALIBÉS, X. y TISSERAND, J.-L., 1990. *Tableaux de la valeur alimentaire pour les ruminants des fourrages et sous-produits d'origine méditerranéenne*. IAMZ/CIHEAM. Zaragoza.
- ANDRIEU, J., DEMARQUILLY, C., DARDENNE, P., BARRIÈRE, Y., LILA, N., MAUPETIT, P., RIVIÈRE, F. y FE-MENIAS, N., 1993. «Composition and nutritive value of whole maize plants fed fresh to sheep. I. Factors of variation». *Ann. Zootech.*, 42, 221-249.
- ANDRIEU, J., DEMARQUILLY, C. y SAUVANT, D., 1988. «Tables de la valeur nutritive des aliments». En R. Jarrige (ed.), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA, París, 351-443.
- ANDRIEU, J., DEMARQUILLY, C. y WEGAT-LITRÉ, E., 1981. «Tables de prévision de la valeur alimentaire des fourrages». En *Prévision de la valeur nutritive des ruminants*. INRA, París, 345-578.
- ANDRIEU, J. y WEISS, PH., 1981. «Prévision de la digestibilité et de la valeur énergétique des fourrages verts de graminées et de légumineuses». En *Prévision de la valeur nutritive des ruminants*, 61-79. INRA, París, 61-79.
- AUFRÈRE, J., 1982. «Étude de la prévision de la digestibilité des fourrages par une méthode enzymatique». *Ann. Zootech.*, 31, 111-130.
- AUFRÈRE, J. y DEMARQUILLY, C., 1989. «Predicting organic matter digestibility of forage by two pepsin-cellulase methods». *XVI International Grassland Congress*, Niza. Francia.
- AUFRÈRE, J., GRAVIOU, D.G., DEMARQUILLY, C., ANDRIEU, J., EMILE, J.C., GIOVANNI, R. y MAUPETIT, P., 1992. «Estimation of organic matter digestibility of whole maize plants by laboratory methods». *Anim. Feed Sci. Technol.*, 36, 187-204.
- AUFRÈRE, J. y MICHALET-DOREAU, B., 1990. «Nouvelles méthodes d'estimation de la valeur alimentaire des fourrages. II. Méthodes enzymatiques». *Fourrages*, 122, 203-217.
- AYRES, J.F., 1991. «Sources of error with in vitro digestibility assay of pasture feeds». *Grass and Forage Sci.*, 46, 89-97.
- BOSCH, LL., MUÑOZ, F., CASAÑAS, F., SÁNCHEZ, E. y NÚEZ, F., 1992. «Valoración forrajera de 24 híbridos comerciales de maíz de ciclo largo: Parámetros de producción de biomasa y de calidad nutritiva». Ed. *Investigación Agraria, Producción y Protección Vegetales*, 7, 129-142.
- BUXTON, R.D. y FALES, S.L., 1994. «Plant environment and quality». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 155-199.
- CHERNEY, J.H. y MARTEN, G.C., 1982. «Small grain crop forage potential: II. Interrelationships among biological, chemical, morphological and anatomical determinants of quality». *Crop Sci.*, 22, 240-245.
- CLARK, D.H. y LAMB, R.C., 1991. «Near infrared reflectance spectroscopy: A survey of wavelength selection to determine dry matter digestibility». *J. Dairy Sci.*, 74, 2200-2205.
- COLEMAN, S.W. y MURRAY, I., 1993. «The use of near-infrared reflectance spectroscopy to define nutrient digestion of hay by cattle». *Anim. Feed Sci. Technol.*, 44, 237-249.
- COTTYN, B.G., BOUCQUE, CH.V., AERTS, J.V. y BUYSE, F.X., 1978. «Digestibilité et valeur alimentaire du maïs grain humide ou sec sous différentes formes de conditionnement». *Revue de l'Agriculture*, 31, 279-287.
- DE BOEVER, J.L., COTTYN, B.G., ANDRIES, J.I., BUYSE, F.X. y VANACKER, J.M., 1988. «The use of a cellulase technique to predict digestibility, metabolizable and net energy of forages». *Anim. Feed Sci. Technol.*, 19, 247-260.
- DEINUM, B. y STRUIK, P.C., 1986. «Improving the nutritive value of forage mais». En O. Dolstra y P. Meidema (ed.), *Breeding of silage mais*. Pudoc, Wageningen, Holanda, 77-90.
- DEMARQUILLY, C. y ANDRIEU, J., 1988. «Les fourrages». En R. Jarrige (ed.), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA, París, 315-335.

- DEMARQUILLY, C. y CHENOST, M., 1969. «Étude de la digestion des fourrages dans le rumen par la méthode des sachets de nylon. Liaisons avec la valeur alimentaire». *Ann. Zootech.*, 18, 419-436.
- DEMARQUILLY, C., CHENOST, M. y GIGER, S., 1995. «Pertes fécales et digestibilité des aliments et des rations». En R. Jarrige, Y. Ruckebusch, C. Demarquilly, M.-H. Farce y M. Journet (ed.), *Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion*. INRA, París, 601-647.
- EL SHAER, H.M., OMED, H.M., CHAMBERLAIN, A.G. y AXFORD, R.E.E., 1987. «Use of faecal organisms from sheep for the *in vitro* determination of digestibility». *J. agric. Sci. (Camb.)*, 109, 257-259.
- FERRET, A., GASA, J., PLAIXATS, J., CASAÑAS, F., BOSCH, LL. y NUEZ, F., 1997. «Prediction of voluntary intake and digestibility of maize silages given to sheep from morphological and chemical composition, *in vitro* digestibility or rumen degradation characteristics». *Anim. Sci.*, 64.
- GIGER, S., 1985. «Revue sur les méthodes de dosage de la lignine utilisées en alimentation animale». *Ann. Zootech.*, 34, 85-122.
- * GIGER-REVERDIN, S., 1995. «Review of the main methods of cell wall estimation: interest and limits for ruminants». *Anim. Feed Sci. Technol.*, 55, 295-334.
- GIVENS, D.I., COTTYN, B.G., DEWEY, P.J.S. y STEG, A., 1995. «A comparison of the neutral detergent-cellulase method with other laboratory methods for predicting the digestibility *in vivo* of maize silages from three European countries». *Anim. Feed, Sci. Technol.*, 54, 55-64.
- GIVENS, D.I., MOSS, A.R. y ADAMSON, A.H., 1993. «Prediction of the digestibility and energy value of grass silage conserved in big bales». *Anim. Feed Sci. Technol.*, 41, 297-312.
- GOERING, H.K. y VAN SOEST, J.P., 1970. *Forage fiber analysis (apparatus, reagents, procedures and some applications)*. USDA-ARS Agricultural Handbook 379. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- GOTO, I. y MINSON, D.J., 1977. «Prediction of the dry matter digestibility of tropical grasses using a pepsin-cellulase assay». *Anim. Feed Sci. Technol.*, 2, 247-253.
- * HACKER, J.B. y MINSON, D.J., 1981. «The digestibility of plant parts». *Herbage Abstracts*, 51, 459-482.
- HUNTINGTON, J.A. y GIVENS, D.I., 1995. «The *in situ* technique for studying the rumen degradation of feeds: A review of the procedure». *Nutrition Abstracts and Reviews*, 65 (2), 63-93.
- HVELPLUND, T., ANDRIEU, J., WEISBJERG, M.R. y VERMOREL, M., 1995. «Prediction of the energy and protein value of forages for ruminants». En R. Jarrige, Y. Ruckebusch, C. Demarquilly, M.-H. Farce y M. Journet (ed.), *Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion*. INRA, París, 205-227.
- JARRIGE, R., 1988. «Ingestion et digestion des aliments». En R. Jarrige (ed.), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA, París, 29-56.
- JONES, D.I.H. y HAYWARD, M.V., 1975. «The effect of pepsin pretreatment of herbage on the prediction of dry matter digestibility from solubility in fungal cellulase solutions». *J. Sci. Food Agric.*, 26, 711-718.
- KONDO, T., MIZUNO, K. y KATO, T., 1987. «Some characteristics of forage plant lignin». *JARQ*, 21 (1), 47-52.
- LECOMTE, PH., DARDENNE, P. y CLÉMENT, C., 1996. «La spectrométrie dans le proche infrarouge, outil d'évaluation rapide de la qualité et de la production du fourrage frais». *Fourrages*, 148, 379-387.
- MCLEOD, M.N. y MINSON, D.J., 1969. «Sources of variation in the *in vitro* digestibility of tropical grasses». *J. Br. Grassl. Soc.*, 24, 244-249.
- * MINSON, D.J., 1990. *Forage in ruminant nutrition*. Academic Press, Inc., San Diego, California, EUA.
- MINSON, D.J. y KEMP, C.D., 1961. «Studies in the digestibility of herbage. 9. Herbage and faecal nitrogen as indicators of herbage organic matter digestibility». *J. Br. Grassl. Soc.*, 16, 76-79.
- MUÑOZ, F., ARGAMENTERÍA, A. y ANDUEZA, D., 1995. «Cadena de análisis interlaboratorial de alimentos para el ganado». *ITEA*, 91A (3), 129-160.

- NAVARATNE, H.V., IBRAHIM, M.N. y SCHIERE, J.B., 1990. «Comparison of four techniques for predicting digestibility of tropical feeds». *Anim. Feed Sci. Technol.*, 31, 125-138.
- NELSON, C.J. y MOSER, L.E., 1994. «Plant factors affecting forage quality». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 115-154.
- NORRIS, K.H., BARNES, R.F., MOORE, J.E., y SHENK, J.S., 1976. «Predicting forage quality by infrared reflectance spectroscopy». *J. Anim. Sci.*, 43, 889-897.
- OMED, H.M., AXFORD, R.F.E., CHAMBERLAIN, A.G. y GIVENS, D.I., 1989. «A comparison of three laboratory techniques for the estimation of the digestibility of feedstuffs for ruminants». *J. Agric. Sci. (Camb.)*, 113, 35-39.
- PUJOL, M., 1990. *Evolución de la composición morfológica y en principios nutritivos de cereales de invierno utilizados como forraje*. Tesis doctoral. Universitat Politècnica de Catalunya, Lleida.
- REID, R.L., JUNG, G.A. y THAYNE, W.V., 1987. «Relationships between nutritive quality and fiber components of cool season forages: A retrospective study». *J. Anim. Sci.*, 66, 1275-1291.
- RIVEROS, E. y ARGAMANTERÍA, A., 1987. «Enzymatic methods for predicting organic matter *in vivo* digestibility». *Vitro News Letter* 3, 11-14.
- ROTZ, C.A. y MUCK, R.E., 1994. «Changes in forage quality during harvest and storage». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 828-868.
- * SHENK, J.S. y WESTERHAUS, M.O., 1994. «The application of near infrared reflectance spectroscopy (NIRS) to forage analysis». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 406-449.
- SHENK, J.S. y WESTERHAUS, M.O., 1995. «Forage analysis by infrared spectroscopy». En R.F. Barnes, D.A. Miller y C.J. Nelson (eds.), *The Science of Grassland Agriculture. Forages*, Vol. II. 5th ed. Iowa State University Press, Ames, Iowa, EUA, 111-120.
- TERRY, R.A., MUNDELL, D.C. y OSBURN, D.F., 1978. «Comparison of two *in vitro* procedures using rumen liquor-pepsin or pepsin-cellulase for prediction of forage digestibility». *J. Br. Grassl. Soc.*, 33, 13-18.
- TILLEY, J.M.A. y TERRY, R., 1963. «A two-stage technique for the *in vitro* digestion of forage crops». *J. Brit. Grassl. Soc.*, 18, 104-111.
- WALDREN, R.P. y FLOWERDAY, A.D., 1979. «Growth stages and distribution of dry matter, N, P and K in winter wheat». *Agron. J.*, 71, 391-397.
- VAN SOEST, P.J., 1982. *Nutritional ecology of the ruminant*. O & B Books, Inc., Corvallis, OR, EUA.
- VAN SOEST, P.J., 1993. «Cell wall matrix interactions and degradation». En H.G. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield y J. Ralph, *Forage cell wall structure and digestibility*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 377-395.
- * WEISS, W.P., 1994. «Estimation of digestibility of forages by laboratory methods». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 644-681.
- WILSON, J.R., DEINUM, B. y ENGELS, F.M., 1991. «Temperature effects on anatomy and digestibility of leaf and stem of tropical and temperate forage species». *Neth. J. Agric. Sci.*, 39, 31-48
- WILSON, J.R. y MINSON, D.J., 1980. «Prospects for improving the digestibility and intake of tropical grasses». *Trop. Grassl.* 14, 253-259.

10. Ingestibilidad de las gramíneas

10.1 Introducción

La creciente tendencia a alimentar el ganado *ad libitum*, en vez de suministrarle los alimentos racionados, ha convertido la ingestión voluntaria, y la influencia que la composición de la dieta tiene sobre ella, en un aspecto muy importante de la evaluación de los forrajes.

De hecho, la cantidad de alimento ingerida por el animal es fundamental para su producción, ya que determina el nivel de nutrientes disponibles y, como consecuencia, la respuesta productiva del animal.

La ingestión de forrajes, cuando el animal dispone libremente de ellos, varía entre límites muy amplios y, a menudo, condiciona las producciones que pueden obtenerse a partir de aquéllos en mayor medida que su valor nutritivo (definido en el apartado 7.1), de tal modo que puede considerarse el aspecto clave de la producción animal.

El nivel de ingestión de un alimento depende de: 1) las características del animal, 2) las características del forraje o dieta y 3) el medio, comprendiendo en éste el manejo (figura 10.1).

Para diferenciar los efectos relacionados con el ganado de los propios del forraje, se han introducido dos conceptos:

La **capacidad de ingestión** (CI), que es inherente al animal, se define como el conjunto de atributos y factores, intrínsecos y extrínsecos, que permiten que un animal pueda ingerir una determinada cantidad de alimento. Comprende principalmente sus necesidades energéticas, pero engloba todas sus características ingestivas. El *apetito* es tan sólo uno de sus componentes.

La **ingestibilidad** (I), que es inherente al forraje, se define como la cantidad de materia seca ingerida cuando se distribuye libremente forraje como alimento único. La *apetibilidad*, relacionada principalmente con sus características organolépticas, constituye tan sólo uno de sus atributos.

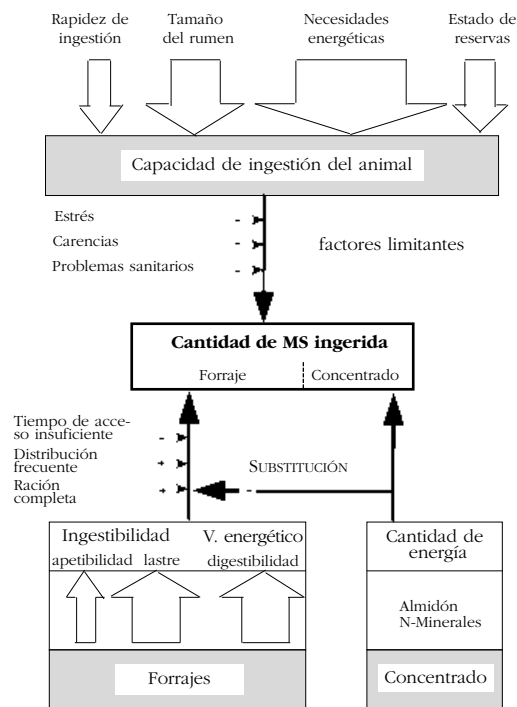


Figura 10.1. Principales factores que determinan la capacidad de ingestión de un animal y la cantidad de materia seca ingerida (JARRIGE y col., 1995).

Aunque el objeto de este capítulo se centra en el estudio de la ingestibilidad de las gramíneas, dadas las interacciones entre ésta y la capacidad de ingestión, y la influencia sobre ella de los demás componentes de la dieta, se hará una breve referencia a estos aspectos antes de considerar los factores que afectan a la ingestibilidad del forraje de las gramíneas y de ofrecer información sobre su valoración según el método de predicción de la ingestión voluntaria de las unidades lastre, utilizado en nuestras condiciones para la alimentación de rumiantes que consumen, básicamente, forraje.

10.2. La capacidad de ingestión

En los primeros años 60 se creía que los rumiantes, al contrario que los monogástricos, controlaban su capacidad de ingestión por la limitación física de su estómago. Posteriormente, se puso de manifiesto el papel del control metabólico.

En una serie de experiencias llevadas a cabo con vacas lactantes, Conrad y colaboradores (1964) verificaron que la ingestión de forraje se correlacionaba positivamente con la digestibilidad de su materia seca para valores inferiores al 67% y negativamente con la misma para digestibilidades superiores (figura 10.2). Sin embargo, el punto de inflexión que marcaba el cambio de signo de la ingestión respecto de la digestibilidad del forraje no era un punto fijo, sino que dependía del rendimiento del ganado.

Actualmente se considera que el control de la ingestión voluntaria en los rumiantes se basa, principalmente, en dos mecanismos (figura 10.3):

1. La distensión del aparato digestivo (**efecto de llenado**), que es el más importante cuando el animal consume dietas ricas en forraje. Entonces, la capacidad de ingestión se encuentra limitada por la capacidad del retículo del rumen y por la rapidez con la que el contenido digestivo abandona el rumen.

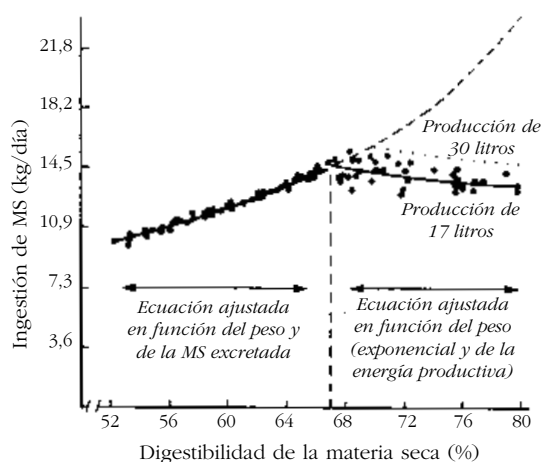


Figura 10.2. Relación entre la digestibilidad del alimento y la ingestión voluntaria de vacas lactantes, según CONRAD y col., 1964 (FORBES, 1995).

2. Las **necesidades energéticas** del ganado, mecanismo que actúa cuando las dietas son más ricas energéticamente. En este aspecto se destaca el papel fundamental del *estado fisiológico* y del *nivel de productividad* del ganado: la lactación, por ejemplo, implica un gran incremento de la ingestión voluntaria.

De hecho, el control de la ingestión es el resultado de diversas interacciones fisiológicas que se integran en la respuesta conjunta. En situaciones específicas se puede destacar como predominante uno de los factores.

Pero el **apetito**, o impulso que el animal experimenta por ingerir un determinado nutriente, es influido también por *aspectos de tipo sensorial* ligados al forraje, que si bien son poco importantes cuando se trata de forrajes de buena calidad, pueden serlo más en el caso de forrajes de muy baja calidad o de subproductos.

Estos aspectos sensoriales son importantes en *pastoreo*: se atribuye un papel atractivo a glúcidos solubles, azúcares orgánicos y ciertos alcaloides y un papel repulsivo a los compuestos azufrados volátiles; la hierba tierna es mejor ingerida que la vieja; la presencia de defecaciones impide el aprovechamiento; el pasto atacado por royas o embarrado es peor consumido; etc. La capacidad de ingestión también es afectada por factores ambientales, como la temperatura y la consistencia del suelo.

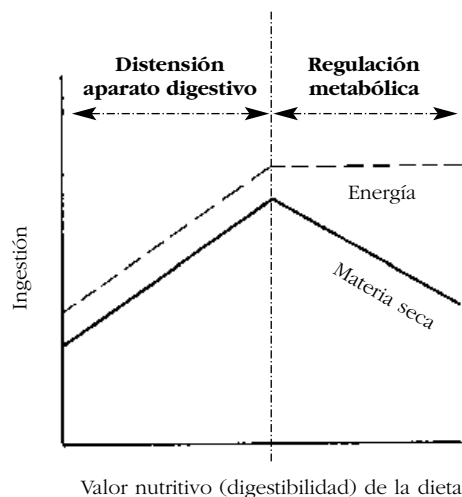


Figura 10.3. Efecto de la concentración energética de la dieta sobre la ingestión voluntaria en rumiantes (GARNSWORTHY y COLE, 1990).

10.3. Características de la dieta relacionadas con la ingestibilidad

10.3.1. Digestibilidad

Teniendo en cuenta que en un rumiante que consume forrajes la distensión es el principal mecanismo de control que regula la ingestión voluntaria, se puede comprender que exista una relación positiva entre la digestibilidad de la dieta y su ingestibilidad: el animal deja de comer cuando su rumen está lleno y come de nuevo cuando cierta cantidad de alimento ha dejado el rumen, ya sea porque haya sido digerido o bien porque el tamaño de las partículas sea suficientemente pequeño para permitir su paso por el orificio retículo-omasal.

Aunque a menudo se asume que digestibilidad e ingestibilidad están directamente relacionadas, se trata de parámetros independientes, aunque interrelacionados. La ingestibilidad depende del volumen estructural del alimento, medido por el contenido de paredes celulares, mientras que la digestibilidad depende tanto del contenido de paredes como de la disponibilidad de las mismas para ser digeridas.

Hay que tener en cuenta que la reducción del tamaño de las partículas se logra por la acción combinada de los microorganismos del rumen y la masticación. Por ello, la ingestibilidad del forraje está más relacionada con la rapidez con que el forraje es digerido y con la velocidad de tránsito del indigestible que con la proporción de éste.

Esto puede explicar que la ingestión voluntaria de un forraje esté mejor correlacionada con la FND, que mide el contenido de paredes, que con la lignina, que afecta directamente a la digestibilidad, tal como muestra la figura 10.4 a. El hecho de que el contenido de lignina de la festuca elevada (figura 10.4 b) se relacione positivamente con la ingestión (al contrario de lo que sería esperable) se explica por la presencia de alcaloides en las plantas jóvenes de festuca, que desaparecen al madurar, cuando aumenta su contenido de lignina. En dactilo, fleo y pasto del Sudán, en cambio, la ingestión se relaciona negativamente con el contenido de lignina y positivamente con la digestibilidad del forraje.

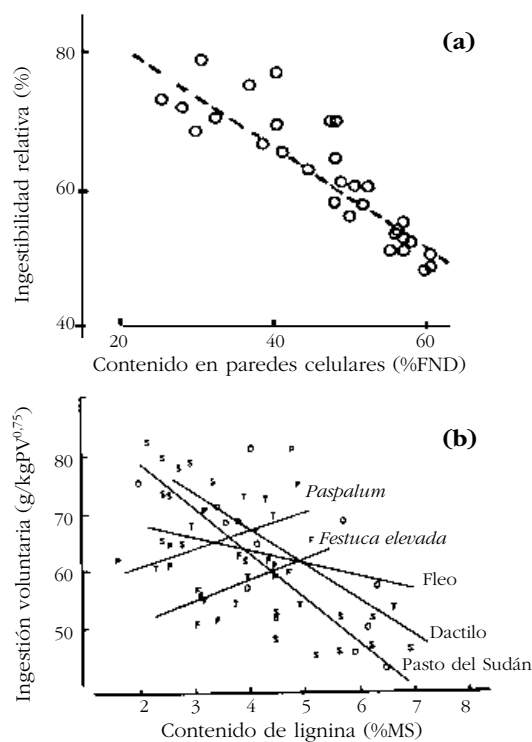


Figura 10.4. La correlación entre ingestión voluntaria y fibra neutro detergente (FND) es elevada (a), pero no existe correlación entre ingestión voluntaria y lignina (b). Las letras corresponden a: festuca elevada (F), dactilo (O), fleo (T), pasto del Sudán (S) y Paspalum (P) (adaptada de VAN SOEST, 1994).

10.3.2. Contenido de materia seca

El contenido de MS de los forrajes verdes o ensilados está correlacionado positivamente con la ingestibilidad. En vacas lecheras se comprobó que la ingestión disminuía 0,337 kg MS por cada 1% de incremento del contenido de agua en el forraje, a partir de niveles del 18% de MS.

La adición de agua en el rumen tiene poco efecto sobre la ingestibilidad, pero al humedecer el forraje (desde 78% hasta 85% de humedad) se reduce su ingestibilidad (22%). Para explicar esta aparente contradicción se supone que el agua que está fuera de las células es absorbida muy rápidamente y no contribuye a dar volumen al forraje al desaparecer del rumen, pero sí lo hace el agua intracelular. En este caso el ganado estaría más tiempo rumiando, probablemente porque el forraje húmedo, lo mismo que el ensilado, es engullido antes de ser bien masticado.

10.3.3. Suplementación con concentrado

A menudo la ingestión de forraje no es suficiente para cubrir las necesidades energéticas del ganado, por cuyo motivo se suplementa el forraje con alimentos concentrados. Pero, ¿hasta qué punto podrán ser satisfechas las necesidades del animal, teniendo en cuenta que el forraje ocupa un volumen del rumen (relacionado con su ingestibilidad) que puede impedir el consumo de suficiente concentrado?

Al suplementar una dieta forrajera, el ganado consume todo el concentrado y deja de comer parte del forraje; pero no suele producirse la substitución del segundo por la misma cantidad del primero, sino que la ingestión de 1 kg de concentrado suele determinar un descenso inferior en el consumo de forraje (figura 10.5).

Se define el *ritmo* o *tasa de substitución* (S) como el descenso en la ingestión de forraje al aumentar la suplementación de concentrado en una unidad. Este valor es variable y depende de:

1. El mecanismo primario de control de la ingestión.
2. El tipo de animal.
3. El concentrado (cantidad y naturaleza).
4. El forraje.

Si la ingestión voluntaria está controlada por la *capacidad física del rumen*, S dependerá de la relación de llenado que guarden los dos ingredientes. Esta relación vendrá representada por sus contenidos en FND. Por ejemplo, si el concentrado tiene FND = 25% y el forraje FND = 65%:

$$S = 0,25/0,65 = 0,38$$

Si, por el contrario, la ingestión voluntaria está controlada por *factores de tipo metabólico*, entonces S dependerá de la relación entre las concentraciones energéticas de los dos alimentos. Por ejemplo: concentrado 2,86 Mcal/kg y forraje 2,15 Mcal/kg, $S = 2,86/2,15 = 1,33$.

En la práctica los valores de S están más cercanos a 0,38 y no suelen exceder de 1.

La tasa de substitución varía en sentido inverso al *nivel de producción del animal*, de modo que en animales de alta producción (mayores necesidades energéticas y mayor capacidad de in-

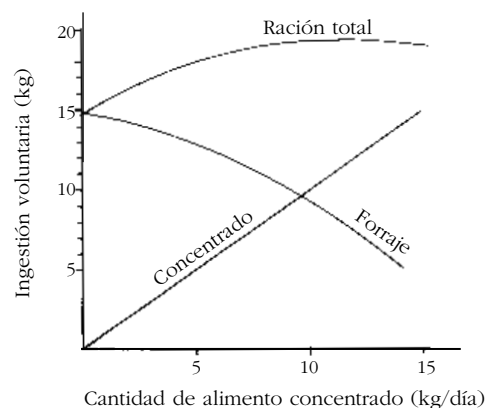


Figura 10.5. Evolución de la cantidad de forraje y de la materia seca total de la ración, a medida que aumenta el suministro de concentrado según Ph. FAVERDIN (adaptada de JARRIGE, 1988).

gestión) S es más baja (figura 10.6), ya que disminuye más lentamente el consumo de forraje y se llega a la máxima ingestión de MS para consumos de forraje más elevados.

A medida que aumenta la cantidad de concentrado aportada, sigue aumentando el nivel de MS total ingerida, pero también aumenta S, de modo que llega un momento en que la ingestión de MS no aumenta más (el concentrado substituye a la misma cantidad de forraje), y también deja de aumentar la energía disponible para el animal.

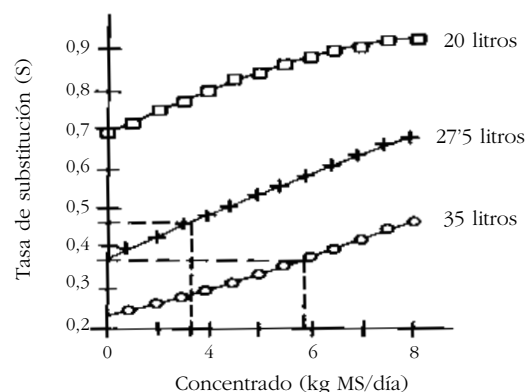


Figura 10.6. Variación de la tasa de substitución S del ensilado de maíz por concentrado suministrado a vacas lecheras de distinto nivel productivo: 20, 27,5 y 35 litros/día (adaptada de DULPHY y col., 1989).



Figura 10.7. Vacas suplementadas con concentrado en la Facultat de Veterinària de la Universitat Autònoma de Barcelona.

Aunque el efecto del *tipo de concentrado* puede ser limitado, en algunos casos tiene importancia. Por ejemplo, S es menor para concentrados ricos en fibra (pulpa de remolacha, salvado de trigo, etc.) que para cereales; en los ensilados, S decrece al administrar sustancias ricas en proteína bruta.

La tasa de sustitución de los diversos forrajes varía ampliamente (tabla 10.1), siendo mayor cuanto mejor es la *calidad del forraje* (figura 10.8), y está ligada a su valor energético y a su ingestibilidad. Se considera un valor propio de cada forraje.

En el sistema INRA para previsión de la inges-

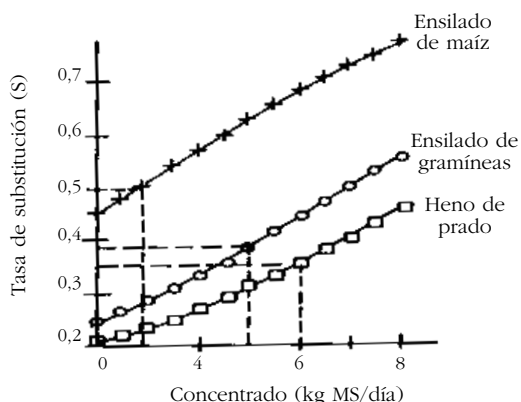


Figura 10.8. Variación de la tasa de sustitución S de tres distintos forrajes por concentrado suministrado a vacas lecheras de 25 litros/día de producción (adaptada de DULPHY y col., 1989).

ción voluntaria de alimento (apartado 10.5.2), S ha sido calculada a partir de numerosas experiencias integrando el nivel productivo del ganado, la digestibilidad y la ingestibilidad del forraje y el porcentaje de concentrado en la MS de la dieta.

En la tabla 10.2 se presentan los valores S de las dietas previstas al suplementar un forraje de características dadas (UFL y ULL) con concentrado para administrar a vacas lecheras de distinto nivel productivo. Al mismo tiempo, se indican los valores lastre de las dietas (apartado 10.5.2).

Los valores reproducidos permiten destacar el hecho de que para la obtención de elevadas producciones sólo se pueden utilizar forrajes de alta calidad, referida tanto a su valor nutritivo como a su ingestibilidad (valores de 0,90 UFL y de 1,0-1,1 ULL, respectivamente).

Tabla 10.1
Efecto del tipo de forraje sobre la tasa de sustitución (S) del mismo por concentrado (valores medios según GASA, 1995).

Forraje	Tasa de sustitución
Heno de baja calidad	0,17
Ensilado de hierba de baja calidad	0,32
Pastoreo en prado	0,55
Heno de prado de calidad media	0,63
Ensilado de maíz	0,63
Ensilado de hierba de alta calidad	0,68
Hierba en primavera	1,00

Tabla 10.2

Variación de la tasa de sustitución global del forraje por concentrado y del valor lastre de la ración, según el nivel productivo y las características del forraje (según Ph. FAVERDIN en JARRIGE, 1988).

Forraje			Producción (kg de leche al 4%)									
Valor UFL	Valor ULL	Densidad UFL/ULL	Tasa de sustitución (S)					Valor lastre de la ración (VL)				
			15	20	25	30	35	15	20	25	30	35
0,90	1,0	0,90	0,78	0,63	0,50	0,42	0,37	0,78	0,63	0,50	0,42	0,37
	1,1	0,82	0,68	0,52	0,43	0,36	0,32	0,75	0,57	0,47	0,40	0,35
	1,2	0,75	0,58	0,45	0,37	0,32		0,70	0,54	0,44	0,38	
0,70	1,1	0,70	0,46	0,39	0,35	0,32		0,51	0,43	0,39	0,35	
	1,2	0,58	0,42	0,36	0,32			0,50	0,43	0,38		
	1,3	0,54	0,38	0,33				0,49	0,43			

10.3.4. Deficiencias o excesos de algunos constituyentes de la dieta

Aunque suele considerarse, sobre todo, el contenido energético de las raciones, debe recordarse que el nivel de proteína y de minerales también puede afectar a la ingestibilidad de los forrajes.

Con los niveles proteicos más habituales en las raciones no suelen presentarse efectos visibles de disminución de la ingestión voluntaria atribuibles a deficiencia proteica, pero cuando se trata de dietas con muy bajo contenido proteico, la ingestibilidad resulta muy afectada (figura 10.9).

La pérdida de ingestión voluntaria se puede corregir, aunque no siempre, complementando la dieta con productos ricos en proteína o con urea, o bien mejorando el contenido proteico de los forrajes por medio del abonado nitrogenado.

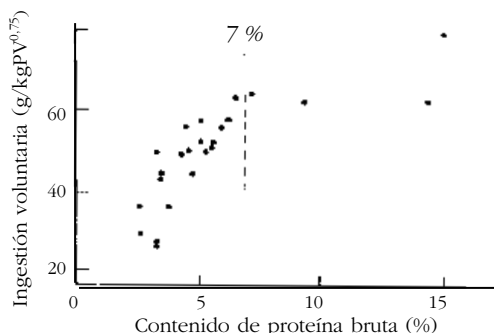


Figura 10.9. Relación entre el contenido proteico y la ingestión voluntaria de forrajes tropicales por el ganado ovino, según MILFORD y MINSON (1966), en FORBES (1995).

Por otra parte, existen abundantes referencias relativas a efectos depresivos sobre la ingestión voluntaria, ocasionados ya sea por defecto o bien por exceso de determinados elementos minerales (Minson, 1990):

- Por defecto de: Ca, Co, Mg, Mn, K, Na y Zn.
- Por exceso de: As, Mo, Se, Na y Zn.

10.3.5. Tamaño de las partículas

Una manera de superar las limitaciones de los forrajes groseros es cambiar su forma física, presentándolos en forma de harina o de granulado.

Numerosos experimentos han puesto de manifiesto que el molido y granulado de los forrajes contribuye a incrementar su ingestibilidad. Ello se explica porque favorece la velocidad de tránsito por el rumen y contribuye a reducir el tiempo de rumia. Como contrapartida, al mismo tiempo que aumenta la ingestión se suele reducir la digestibilidad, ya que las bacterias del rumen disponen de menos tiempo para atacar el forraje.

El incremento de la ingestibilidad como consecuencia del procesado de los forrajes varía según la naturaleza del forraje. En general, los forrajes de gran calidad, con bajo contenido de paredes, muestran respuestas inferiores a los forrajes de calidad media, con mayores contenidos de paredes.

La mejora de la ingestibilidad que supone el molido suele compensar ampliamente la disminución de su digestibilidad, de modo que el ganado ingiere en total más elementos digestibles. No obstante, si los forrajes son de muy baja calidad no siempre sucede así.

10.4. Factores que afectan a la ingestibilidad del forraje de las gramíneas

La ingestibilidad del forraje de las gramíneas varía ampliamente (figura 10.10) debido al efecto de la especie, el cultivar, la composición morfológica del forraje, el estadio de desarrollo, el ambiente (clima y suelo) y la forma de presentación del forraje.

10.4.1. Especie y cultivar

Las gramíneas son peor consumidas que las leguminosas, porque éstas son masticadas más eficientemente y tardan menos en salir del rumen que las gramíneas. Ello se explicaría por el menor contenido de paredes celulares, por tener las fibras de menor longitud y porque la epidermis se desprende más fácilmente por su distinta estructura.

Las gramíneas de clima templado son ingeridas en mayor cantidad que las gramíneas tropicales (figura 10.10), lo que se asocia con un menor nivel de fibra y una mayor digestibilidad de las primeras. En este caso, la estructura anatómica de las células epidérmicas también es distinta (apartado 7.2).

Entre las gramíneas de clima templado se presentan diferencias de ingestibilidad entre especies (por ejemplo, los raigrases son mejor consumidos que la festuca elevada o que el fleo), pero estas diferencias, en el primer ciclo, son inferiores a las debidas al estadio (figura 10.11).

En general existen pocas referencias que establezcan claras diferencias de digestibilidad entre cultivares. No obstante:

- En raigrás italiano, los cultivares tetraploides presentan, al final del ciclo, menor ingestibilidad que los diploides. Se explica porque los primeros poseen mayor porcentaje de tallos.
- En festuca elevada, los cultivares más flexibles son mejor ingeridos.
- En cebada, también se han señalado diferencias en el nivel de materia seca ingerida, según la rigidez de las aristas.

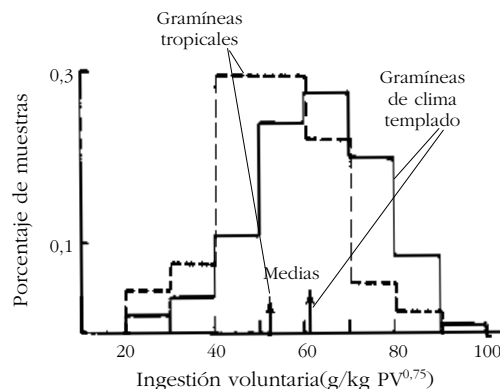


Figura 10.10. Variabilidad de la ingestión voluntaria por el ovino de las gramíneas de clima templado y las gramíneas tropicales (MINSON, 1990).

- Los cultivares de maíz con el gen *brown midrib* tienen menor contenido de lignina y mayor ingestibilidad que los normales.

10.4.2. Componentes morfológicos

Las hojas, con los mismos niveles de digestibilidad y contenido de FND, FAD y lignina, son mejor consumidas que los tallos y las inflorescencias (tabla 10.3).

La diferencia se atribuye a una menor resistencia de las hojas a la masticación, lo que también se puede confirmar comprobando que requieren menos energía para ser molidas que los tallos.

Tabla 10.3
Diferencias en la ingestión voluntaria (g/kg PV^{0,75}) de los componentes morfológicos (hojas y tallos) del forraje de las gramíneas (adaptada de MINSON, 1990).

Especie	Ganado	Hojas	Tallos	Diferencia
<i>Lolium perenne</i>	vacuno	74	60	14
	ovino	74	62	10
<i>Digitaria decumbens</i>	vacuno	68	49	19
	ovino	51	44	7
<i>Chloris gayana</i>	vacuno	76	57	19
	ovino	49	38	11
Diversas gramíneas tropicales	vacuno	72	53	19
	ovino	50	41	9

10.4.3. Estadio de desarrollo

Gramíneas pratenses

Durante el primer ciclo, la ingestibilidad de las gramíneas pratenses disminuye a medida que la planta envejece, de modo que la edad constituye el principal factor de variación de la misma (figura 10.11 y tabla 10.4).

De acuerdo con los valores expuestos en la tabla 10.5, el ritmo medio de pérdida de ingestión, en un amplio conjunto de referencias, fue de 0,39 g/kg PV^{0,75}/día, sin que se pusieran de manifiesto diferencias entre las especies de clima templado y las tropicales. A pesar de las importantes diferencias recogidas no se puede afirmar que éstas se deban a la especie, puesto que se podría tratar de comparaciones realizadas en distintos momentos del ciclo.

En Francia, se han obtenido disminuciones diarias medias situadas entre 0,41 y 0,65 g/kg PV^{0,75}/día, más importantes en dactilo y en bromo que en las restantes especies.

Esta acusada disminución de ingestibilidad durante el primer ciclo se explica porque aumenta el porcentaje de tallos e inflorescencias, menos in-

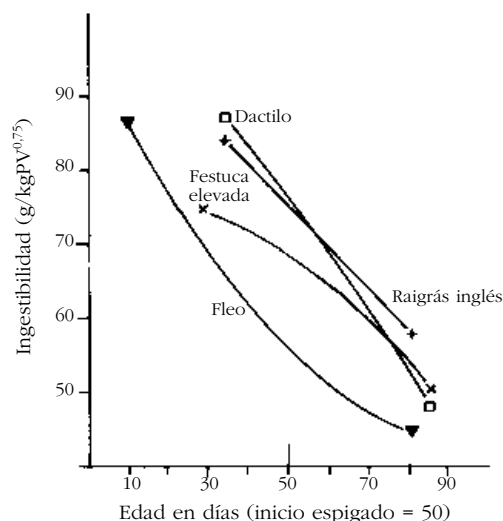


Figura 10.11. Evolución de la ingestibilidad del forraje verde de las principales gramíneas de clima templado (adaptada de DEMARQUILLY y col., 1981).

gestibles que las hojas, y porque disminuye la ingestibilidad de ambos componentes morfológicos.

El decrecimiento de la ingestibilidad tanto de tallos como de hojas se asocia con incrementos del contenido de lignina, resistencia a la masticación y mayor tiempo de permanencia en el rumen.

La ingestibilidad de los rebrotes disminuye también en función de la edad, pero la relación entre ambos parámetros es menor y menos regular, a causa de la influencia de otros factores, tales como el porcentaje de materia seca, la riqueza en cenizas (que traduce la presencia de tierra en el forraje), la importancia de las hojas muertas, la presencia de royas (figura 10.12), etc. Las diferencias entre especies son más importantes que durante el primer ciclo.

Maíz

La ingestibilidad de la planta de maíz es constante entre el estadio de floración y la fase de madurez del grano. No obstante, puede variar de un maíz a otro por razones todavía desconocidas.

Hay que tener en cuenta, por otra parte, que el maíz se consume preferentemente ensilado y que en la ingestibilidad de éste influyen, en gran medida, el porcentaje de materia seca del forraje y otros factores que se considerarán más adelante.

Tabla 10.4

Ritmo de pérdida de ingestión voluntaria diaria en ovino (g/kgPV^{0,75} y día) del forraje de gramíneas recogidas en diversos momentos del primer ciclo de desarrollo (MINSON, 1990).

Especie	Valor medio	Rango
<i>Bromus inermis</i>	0,47	-
<i>Chloris gayana</i>	0,18	0,11-0,23
<i>Cynodon dactylon</i>	0,32	0-0,63
<i>Dactylis glomerata</i>	0,68	0,57-0,98
<i>Digitaria decumbens</i>	0,32	0,10-0,52
<i>Festuca arundinacea</i>	0,49	0,21-0,66
<i>Lolium multiflorum</i>	0,62	-
<i>Lolium perenne</i>	0,56	-
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,22	-
<i>Phalaris arundinacea</i>	0,39	-
<i>Phleum pratense</i>	0,39	0-0,84
<i>Sorghum bicolor</i> var. <i>sudanensis</i>	0,40	0,34-0,47

Cereales de invierno

La ingestibilidad de los cereales de invierno presenta la misma evolución que su digestibilidad hasta alcanzar el estadio de grano lechoso, momento en el que sólo es ligeramente inferior a la del maíz. A partir del estadio de grano pastoso la ingestibilidad disminuye considerablemente, como consecuencia de la lignificación de los tallos.

En el caso particular de la cebada es determinante la presencia de aristas, que resulta negativa a partir del espigado.

10.4.4. Factores del medio

Clima

En general, no se han observado diferencias en la ingestión de las gramíneas atribuibles al efecto del clima sobre el forraje, excepto en algunos casos concretos:

- La *intensidad luminosa* (por ejemplo, al comparar plantas cultivadas a pleno sol o en la sombra) afecta positivamente a la ingestión, probablemente por su mayor contenido en carbohidratos solubles.
- La *sequía* y el *hielo* pueden contribuir a disminuir la ingestibilidad, porque ocasionan la muerte de hojas y porque, además, las partes muertas se contaminan fácilmente con microorganismos.



Figura 10.12. Las royas que atacan al dactilo (parcela de la izquierda) limitan considerablemente su ingestibilidad.

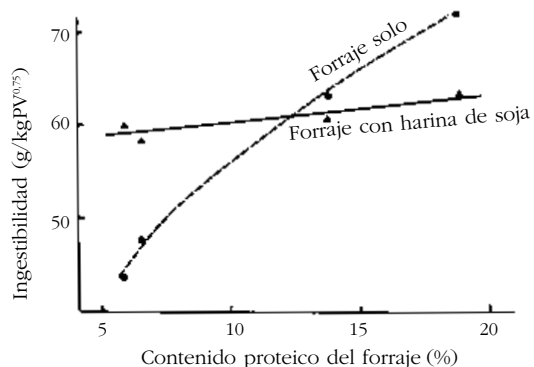


Figura 10.13. Ingestión voluntaria del forraje de *Digitaria decumbens*, según su contenido proteico, con aportación o no de un suplemento de 4 g/kg PV^{0.75} de harina de soja (MINSON, 1990).

Nitrógeno

Aunque las experiencias realizadas para comparar el efecto del nitrógeno sobre la ingestibilidad del forraje ofrecen resultados dispares, sería erróneo concluir que, en la práctica, el abonado nitrogenado no afecta a la ingestibilidad de las gramíneas, ya que permite adelantar la fecha de aprovechamiento y, por tanto, disponer de un forraje más tierno.

Por otra parte, aplicando nitrógeno a cultivos de gramíneas con bajo contenido proteico se mejora su ingestibilidad (figura 10.13), según ya se ha señalado anteriormente (apartado 10.3.4).

10.4.5. Conservación del forraje

En general, la conservación del forraje implica una disminución de su ingestibilidad en relación con el forraje verde (tabla 10.5).

Henificado

La disminución de ingestibilidad es debida a las pérdidas que sufre el forraje al ser henificado (por respiración, por lixiviación en caso de lluvias, por rotura y pérdida de hojas, etc.) y a un posible enmohecimiento, una vez almacenado.

La disminución de ingestibilidad de los henos depende de:

1. Las condiciones climáticas durante la henificación, ya que las lluvias pueden acentuar las pérdidas de materias orgánicas digeribles y aumentar el contenido en paredes del forraje.
2. El estadio del forraje en el momento de ser cortado, siendo la disminución más acusada cuanto mejor es la calidad del forraje inicial.

Ensilado

La pérdida de ingestibilidad del forraje ensilado respecto a la del forraje verde es variable y puede llegar a ser muy importante. En general, es superior a la correspondiente al heno de las mismas características, aunque no sucede así si el silo se ha hecho bien.

La pérdida de ingestibilidad es más elevada en relación al ganado ovino que al vacuno.

Las causas de estas pérdidas no son bien

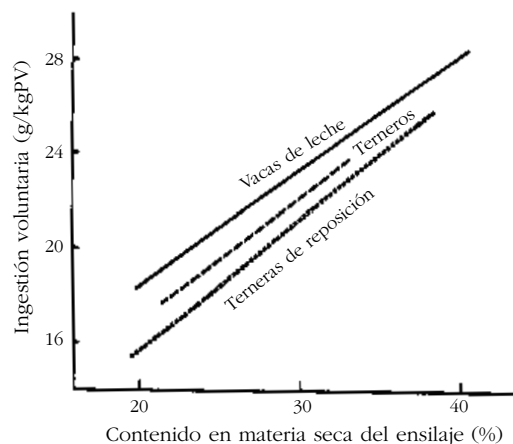


Figura 10.14. Efecto del contenido de agua del ensilaje de sorgo sobre la ingestión voluntaria en tres tipos de ganado vacuno (MINSON, 1990).

conocidas, pero existen diversos factores que permiten explicarlas.

La **humedad** del forraje en el momento de ensilar (*ensilaje directo* o bien *prebenificado*) tiene una importancia de primera magnitud. Se ha demostrado que la ingestión voluntaria del forraje ensilado está positiva y linealmente correlacionada con su contenido de materia seca, entre el 18% y el 54%, para todo tipo de animales (figura 10.14). Las causas del efecto negativo de la humedad se explican no tanto por su efecto directo (apartado 10.3.2) sino sobre todo en relación a las reacciones químicas propiciadas por un mayor contenido de agua, es decir, por los productos generados en la fermentación asociada a elevados porcentajes de humedad.

Tabla 10.5
Porcentajes de nutrientes ingestibles conservados, respecto del forraje verde inicial, según el tipo de forraje y el método de conservación del mismo (ERDMAN, 1993).

Forraje	Método conservación	% MS conservada (a)	Ingestibilidad potencial (b)	% MS ingerible conservada (a*b)
Gramíneas	Heno	84	78	65
	Ensilado (%MS > 40)	80	86	69
	Ensilado (%MS < 30)	84	68	54
Maíz	Ensilado	94	90	85

La **longitud de las partículas** (efecto del picado) tiene también un efecto considerable, especialmente en ensilados de hierba. Las partículas cortas favorecen un buen ensilado y, por otra parte, contribuyen a incrementar el ritmo de tránsito a través del tracto digestivo y a reducir el tiempo de rumia. No obstante, cuando el ensilado se complementa con concentrado, se reducen las diferencias de ingestibilidad debidas a la distinta longitud de las partículas.

Los **productos de fermentación** (ácidos grasos volátiles, amoníaco, aminos solubles, etc.) y el aumento del pH contribuyen, de un modo general, a disminuir la ingestibilidad del ensilado en diversa medida, tal como se ha establecido experimentalmente (tabla 10.6), aunque ninguno de ellos tenga una especial incidencia, con excepción del ácido butírico.

La utilización de determinados **aditivos** puede tener un efecto negativo, pero al mismo tiempo puede actuar positivamente para estabilizar las reacciones del conjunto.

La presencia de **tierra**, incorporada en el momento de la cosecha, ejerce también un efecto particularmente negativo sobre la ingestibilidad del forraje ensilado.

Deshidratado

Al deshidratar el forraje, su ingestibilidad se mantiene en el mismo nivel inicial, pero el forraje deshidratado se procesa, moliéndolo y presentándolo en forma de gránulos. Ello implica, como consecuencia, un importante incremento de su ingestibilidad, según se ha indicado en el apartado 10.3.5.

Tabla 10.6
Factores de calidad del ensilado cuyos efectos sobre la ingestibilidad han sido experimentados (ERDMAN, 1993).

Factor	Tratamiento	Efecto sobre la ingestibilidad
Agua	Aumento de su contenido en el ensilado	Disminución
	Adición a la comida	Sin efecto
	Ingestión de ensilado seco	No mejora
Jugos y extractos del ensilado	Adición al heno	Disminución
Ácido láctico	Adición al ensilado	Importante disminución
	Aumento de la concentración en el ensilado	Ligera disminución
Lactato sódico	Adición al ensilado	Ligera disminución
Ácido acético	Adición al ensilado	Disminución
	Aumento de la concentración en el ensilado	Disminución
Acetato sódico	Adición al ensilado	Sin efecto
Ácido butírico	Elevada concentración en el ensilado	Disminución
Amoníaco	Adición al ensilado	Disminución
	Adición al ensilar	Sin efecto
Aminas solubles	Aumento de la concentración en el ensilado	Disminución
pH	Neutralización parcial del ensilado antes de consumir	Aumento
	Adición de ácido	Disminución
	Disminución del pH del ensilado	Disminución

10.5. Previsión de la ingestibilidad de los forrajes

10.5.1. Sistemas para predecir la ingestión voluntaria de alimentos por los rumiantes

Desde hace más de 30 años, se han propuesto diversos modelos (Faverdin y colaboradores, 1995) para predecir la cantidad de alimento ingerido por el ganado, con el objeto de confeccionar la dieta óptima que cubra las necesidades de los animales alimentados *ad libitum*.

Esquemáticamente, los modelos propuestos se pueden agrupar en dos categorías, según el método de predicción utilizado (tabla 10.8):

1. Ecuaciones de regresión

Se trata de ecuaciones empíricas, obtenidas al comparar resultados experimentales. Algunas de ellas sólo tienen en cuenta las características del animal, mientras que otras introducen, además, algunas características de los alimentos. En algunos casos se han establecido ecuaciones de regresión que sólo tienen en cuenta el forraje. Todas ellas tienen la limitación de que se han obtenido para unas condiciones determinadas y no son susceptibles de generalización.

Hasta ahora, la tecnología NIRS ha sido utilizada en varias ecuaciones de predicción (tabla 10.7), para predecir la composición química del forraje que, a su vez, se usa para predecir la ingestión voluntaria, pero no lo ha sido para desarrollar las ecuaciones directamente. Los errores de predicción pueden resultar más elevados que los de algunas ecuaciones obtenidas a partir de métodos químicos, pero el desarrollo de mejores procedimientos estadísticos para generar relaciones asociativas directas entre los valores NIR y la ingestión voluntaria permitiría obtener predicciones más exactas (Poppi, 1996).

2. Modelos más complejos

Los *modelos matemáticos* son el resultado de la integración de un conjunto de funciones o ecuaciones matemáticas fundamentadas en los principios biológicos que rigen la relación

existente entre los principales factores que afectan a la ingestión voluntaria. Suelen ser sistemas menos precisos, pero más generalizables. Tienen interés sobre todo en investigación. Se basan en el establecimiento de una doble predicción, según el modelo de la figura 10.3: una ecuación es función de la regulación por el volumen de la ración y otra de la energía necesaria para satisfacer las necesidades del animal. Se conserva la ecuación que dé menores valores de ingestión.

En otros casos, el modelo de predicción se fundamenta en el *valor de repleción* del forraje y en el ritmo de substitución del mismo por alimento concentrado.

Dado que en todos los casos las predicciones se establecen a partir de datos experimentales, todos los sistemas están relacionados con las prácticas de alimentación y con el tipo de forrajes y de ganado propios de las condiciones en que han sido estudiados, por lo que suelen presentar dificultades de aplicación a otras situaciones.

Por ejemplo, un sistema que no integre las características de la dieta puede tener poco sentido en condiciones en que las raciones puedan ser muy variadas: no es lo mismo suponer raciones completas (casi todos los norteamericanos) que una distribución separada del concentrado (sistemas europeos); por otra parte, a veces las raciones son básicamente forrajeras, mientras que en otros casos los concentrados ocupan un lugar muy destacado.

Dentro de los propuestos, el sistema INRA de las unidades lastre es uno de los mejor adaptados para integrar una gran diversidad de raciones. Tiene también la ventaja de permitir predecir el balance energético de un animal según la ración que recibe, por lo que es posible prever las consecuencias de una sobre(sub)-alimentación sobre la producción y sobre la capacidad de ingestión.

Tabla 10.7
Errores asociados con la predicción de la ingestión voluntaria de forraje por NIRS (Poppi, 1996).

S_e	Referencia
$\pm 7,8$ g/kg.PV ^{0,75} .dia	Norris y col. (1976)
$\pm 9,6$ g/kg.PV ^{0,75} .dia	Ward y col. (1982)
$\pm 7,6$ g/kg.PV ^{0,75} .dia	Redshaw y col. (1986)
$\pm 7,2$ g/kg.PV ^{0,75} .dia	Minson y col. (1983)
$\pm 2,5$ g/kg.PV ^{0,75} .dia (*)	Minson y col. (1983)

(*) Cuando se tienen en cuenta la especie de gramínea, la forma del forraje y la parte de la planta.

Tabla 10.8

Ecuaciones para la predicción de la ingestión de alimento para distintos tipos de rumiantes (a partir de FAVERDIN, 1992; WILSON y MINSON, 1994 y otros).

Ecuación de predicción	S _e	R	Referencia
1. Ecuaciones obtenidas por regresión múltiple			
<i>1.1. Sólo tienen en cuenta el animal</i>			
IV = 0,025PV + 0,1PL (para vacas de leche)			MAFF, 1975
IV = 0,022PV + 0,2PL (ajustada para vacas de leche de alta producción)			NEAL y col, 1984
IV = -5,54 + 0,022PV + 0,511PL4% - 0,0024PL4% ² (para vacas de leche)			MCCULLOUGH, 1981
IV = 0,197PV ^{1,02} (para terneros de engorde)	0,73		THORNTON y col., 1985
<i>1.2. Tienen en cuenta el animal y el alimento, o sólo este último</i>			
Vacuno			
IV = 0,076 + 0,404C + 0,013PV - 0,129SL + 4,12log(SL) + 0,14PL (leche)			VADIVELOO y col., 1979
IV = -7,65 + 0,0063PM + 0,0000189PM ² + 9,4106EM - 1,9011EM ² (engorde)	0,88		PLEGGE Y COL., 1984
IV = PV ^{0,75} (1,94 + 54,5ENm) (engorde con heno de gramíneas)	0,80		NRC, 1987
IV_{pm} = 56,46 + 1,021%MS - 0,0397NNH3 - 0,4849IC (engorde, ensilado gramíneas) ±6,9	0,78		ROOT y col., 1990
Ovino			
IV_{pm} = 2.761 - 835 L + 82,2 L ² (gramíneas tropicales)	-	0,97	THORNTON y MINSON, 1972
IV_{pm} = 165,7 - 1,5 FND (gramíneas zona templada)	±5,9	0,90	SEOANE y col., 1982
IV_{pm} = 130dMS - 11,2 (gramíneas zona templada)	±7,9	0,79	HOVELL y col., 1986
IV_{pm} = 35,8 + 0,239 PB (para ensilado de gramíneas)	±5,4	0,92	LAFORREST y col., 1986
IV_{pm} = -81,21 + 0,12 (a) + 0,22 (B) (para maíz ensilado)	±3,9	0,93	FERRET y col., 1997
2. Empleo de modelos más complejos			
<i>2.1. Predicción física y energética</i>			
E = 0,45*10 ^Λ [0,55 - 0,46log(dMS*100) + 0,51log(2,2PV) + 0,25log(0,73PL4% + 5VPV)] P = 0,45*10 ^Λ [1,53log(dMS*100) + 1,01log(2,2R) + 0,99log(2,2PV) - 5,3] siendo R = 4(PVParto/5 - (PV - PVparto)/3)			FORBES, 1977
E = [0,08PV ^{0,75} + 0,74PL4% - 4,92VPV (<0) + 5,12VPV (>0)]/[C*ENC + (100-C)*ENf/100] P = 1,2PV/[C*FNDc + (100-C)*FNDf/100]			MERTENS, 1987
<i>2.2. Según valor de repleción del forraje y sustitución por concentrado</i>			
CI = [1 - 0,1*(1-FPM)]*[22 - 8,25e ^(-0,02PL4%) + 0,01(PV - 600)]			DULPHY y col., 1987
IF = 45 + 1,03*%MS + 51,6*dMO - 0,05*NNH3 IV = PV ^{0,75} [1,068*IF - 2,47*IF*C/PV ^{0,75} - 3370*(C/PV ^{0,75}) ² + 0,00175*PL ² - 10,9]/1000 + C			LEWIS, 1981
<p>(a) = coeficiente de la ecuación p = a + b (1 - e^{-ct}) (B) = (a +b) - A, materia insoluble fermentable C = cantidad de concentrado (kg MS/día) CR = porcentaje de concentrado en la ración dMO = digestibilidad de la materia orgánica (%MS) dMS = digestibilidad de la materia seca (%MS) E = ingestión limitada por la energía (kg/día) EM = concentración de E metabolizable (Mcal/kg) ENc = energía neta del concentrado ENf = energía neta del forraje (Mcal/kgMS)</p> <p>ENm = energía neta de mantenimiento FND = fibra neutro detergente (%MS) FNDc = FND concentrado (%MS) FNDf = FND forraje (%MS) FPM = 0, vacas primíparas; = 1, vacas múltiparas IC = Ingestión de concentrado (g/kgPV^{0,75}) IF = ingestión de forraje (g/kg PV/día) IV = ingestión voluntaria (kg/día) IV_{mp} = ingestión voluntaria (g/kgPV^{0,75}día)</p> <p>L = contenido en lignina (%MS) NNH3 = nitrógeno amoniacal (g/kg de N) P = ingestión limitada por capacidad PB = contenido en proteína bruta (%MS) PL = producción de leche (kg/día) PL4% = producción de leche al 4% (kg/día) PM = peso vivo medio (kg) PV = peso vivo (kg) SL = semanas después del parto VPV = variación de peso vivo (kg)</p>			

10.5.2. El sistema INRA de las unidades lastre

Propuesto por primera vez en 1978 (INRA, 1978), ha sido perfeccionado posteriormente (Dulphy y colaboradores, 1987; Dulphy y colaboradores, 1989). Dado que se trata de un sistema abierto, permite la utilización de futuros bancos de datos. Está principalmente indicado para dietas basadas en forrajes, cuya ingestión está limitada por la capacidad del rumen.

Permite establecer raciones que cubran las necesidades de los animales utilizando la máxima cantidad de forraje. Para ello hay que conocer el peso de esa ración que pueda ser ingerido, el cual depende de:

1. La máxima capacidad de ingestión (CI).
2. La máxima cantidad de forraje ingerida cuando se administra como ración única (ingestibilidad del forraje).
3. La influencia que ejerce la suplementación con concentrados sobre la ingestión voluntaria del forraje, o tasa de substitución del forraje (apartado 10.3.3).

Como en el caso de la energía o de la proteína, el sistema supone que:

1. La ingestión es aditiva.
2. La capacidad de ingestión de los animales es independiente de la dieta (puede no ser cierto).
3. La ingestibilidad de los forrajes es independiente del animal que los consume (tampoco es cierto).

Tanto la capacidad de ingestión como la ingestibilidad se miden en *Unidades Lastre*.

Como *unidad de referencia* se toma el valor de repleción o unidad lastre de 1 kg de hierba de prado de las siguientes características analíticas:

15% PB; 25% FB; 77% DMO; 0,95 UFL y 0,90 UFC cuya ingestibilidad es de 75 g/kgPV^{0,75} cuando se ofrece a un carnero estándar, en condiciones experimentales establecidas.

El valor de repleción o valor lastre de un forraje cualquiera se calcula por la siguiente fórmula:

$$VL = 75 / IVMS \text{ (g/kg PV}^{0,75}\text{)} \text{ UL} \quad [1]$$

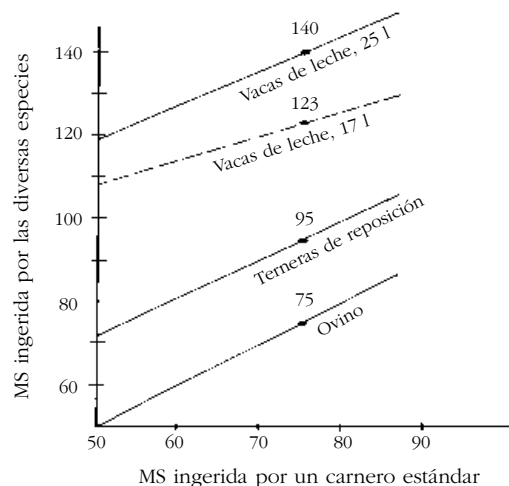


Figura 10.15. Relaciones entre las cantidades de MS de forraje verde ingerida (g/kg PV^{0,75}) por el ovino y por el ganado vacuno (DULPHY y col., 1987).

siendo IVMS la cantidad de materia seca del forraje considerado ingerida por el animal de referencia.

El valor lastre (VL) de un forraje será tanto mayor cuanto peor consumido sea dicho forraje.

La cantidad de forraje ingerida por el ovino se ha medido directamente en pruebas de ingestibilidad para todos los forrajes verdes que figuran en las tablas INRA (Andrieu y colaboradores, 1988 y 1989) y para los ensilados de maíz y de cereales inmaduros. En cambio, para henos y ensilados de gramíneas pratenses la ingestión se estimó a partir de la de los forrajes verdes iniciales por medio de unas ecuaciones de regresión (tabla 10.9).

Dado que la ingestión voluntaria de MS del ovino es diferente a la del vacuno en crecimiento y a la de la vaca de leche (figura 10.15), se han establecido tres unidades lastre diferentes para cada alimento :

- Unidad lastre ovino (ULO) = 75/IVMS_O
- Unidad lastre vacuno (ULV) = 95/IVMS_V
- Unidad lastre leche (ULL) = 140/IVMS_L

La ingestión de los forrajes por el vacuno (de engorde o lechero, IVMS_V e IVMS_L, respectivamente) se estimó por medio de ecuaciones lineales a partir de las mediciones hechas en ovino,

Tabla 10.9
Ecuaciones de regresión para estimar la ingestión voluntaria de henos y ensilados de gramíneas pratenses (Y) a partir de las correspondientes ingestiones del forraje verde (X) por ovino (DEMARQUILLY y col., 1989).

Forraje	Ecuación (*)
Henos	
Secado en granja	$Y = 12,5 + 0,690 X$
Secado en campo, sin lluvia	$Y = 8,5 + 0,690 X$
Secado en campo, con lluvia	$Y = 4,0 + 0,690 X$
Ensilados	
Picado fino, sin aditivo	$Y = 25,4 + 0,416 X$
Picado fino, con aditivo	$Y = 27,9 + 0,416 X$
Prehenificado	$Y = 0,85 X$

(*) La ingestión está expresada en gMS/kgPV^{0,75}

dado que existe una relación lineal entre las $IVMS_V$ e $IVMS_I$ y la $IVMS_O$. Para ensilados de maíz y otros productos, no obstante, los valores $IVMS_V$ e $IVMS_I$ se obtuvieron a partir de mediciones directas.

El rango de variación de las ULO (0,75-2,50) es mucho mayor que el de las ULV (0,80-1,80), y todavía más que el de las ULL (0,87-1,6), si se toman como referencias extremas el forraje de

leguminosas en estadio hoja y la paja de cereales, en cada caso.

Las unidades lastre de un forraje están estrechamente relacionadas con su contenido de paredes celulares (FND).

La capacidad de ingestión también se mide en unidades lastre y ha sido tabulada a partir de experimentos de producción (en función, principalmente, del estado fisiológico del animal).

Una vez establecida la capacidad de ingestión del animal, para calcular la cantidad ingerida de un alimento concreto se divide ésta por el valor lastre de dicho alimento.

Para calcular el efecto de la adición de concentrado a la dieta forrajera, se parte de la ecuación:

$$VL_{\text{ración}} = VL_{\text{concentrado}} * x + VL_{\text{forraje}} * (1-x)$$

siendo:

$$VL_{\text{concentrado}} = VL_{\text{forraje}} * S \quad (\text{apartado 10.3.3}),$$

S = tasa de sustitución y

x = porcentaje de concentrado en la ración.

La tasa de sustitución está relacionada con la ingestión voluntaria de materia seca (VL), la digestibilidad del forraje (dMO) y el nivel de concentrado y existen ecuaciones específicas que los relacionan (apartado 10.3.3).



Figura 10.16. Boxes para medir la ingestibilidad de los forrajes en la Facultat de Veterinària de la Universitat Autònoma de Barcelona.

10.6. Valores lastre del forraje de las gramíneas

La tabla 10.10 presenta los valores lastre del forraje verde de las gramíneas consideradas en las tablas 8.6 y 8.9, es decir: a) una gramínea pratese (dactilo) y un cereal de invierno (trigo), en distintos estadios; b) las principales gramíneas utilizadas para forraje, en el mismo estadio (inicio de espigado), y c) el maíz en los distintos estadios del período de maduración.

Para cada forraje se indican los valores lastre para ovino, para vacuno lechero y para vacuno en crecimiento. Cabe destacar:

1. La considerable variación entre las ULO y las unidades lastre para el ganado vacuno. El ganado ovino es mucho más selectivo que el vacuno cuando consume gramíneas a partir del espigado.
2. En dactilo (y en las demás gramíneas prateses) se observa una evolución de la ingestibilidad paralela a la de su valor energético (de hecho a su digestibilidad), pero no sucede lo mismo con los cereales inmaduros, si son consumidos por ovino (aunque sí cuando los consume el ganado vacuno).
3. Al comparar las ULO (y en menor medida las ULL y ULC) de las distintas especies de

Tabla 10.10
Ingestibilidad (expresada en unidades lastre) del forraje de las principales gramíneas cultivadas en condiciones francesas (ANDRIEU y col., 1989).

Especie o estadio	ULO	ULL	ULV
Dactilo			
Estadio hoja	0,83	0,92	0,87
Estadio espiga a 10 cm	0,95	0,95	0,92
Inicio de espigado	1,00	1,00	1,00
Floración	1,42	1,15	1,29
Segundo ciclo (6 semanas)	1,02	1,01	1,02
Trigo			
Inicio de espigado	1,15	-	-
Floración	1,60	-	-
Grano lechoso-pastoso	1,45	1,01	1,01
Grano pastoso	1,64	1,01	1,01
Estadio inicio de espigado			
Raigrás italiano	1,04	1,02	1,03
Raigrás inglés	1,10	1,04	1,08
Dactilo	1,00	1,00	1,00
Festuca elevada	1,09	1,04	1,07
Fleo	1,31	1,12	1,22
Avena	1,25	-	-
Centeno	1,47	-	-
Trigo	1,15	-	-
Sorgo	1,25	1,10	1,18
Maíz			
Grano lechoso	1,43	1,10	1,10
Grano pastoso	1,43	1,05	1,05
Grano vítreo	1,48	1,00	1,00

gramíneas en el estadio de inicio de espigado, se observa mayor variabilidad que la encontrada para el valor energético.



Figura 10.17. El ganado ovino es mucho más selectivo que el vacuno al pastar las gramíneas a partir del espigado, especialmente la festuca elevada.

Tabla 10.11
Valores lastre (ULO) e ingestión voluntaria del forraje de gramíneas de la Región Mediterránea, según las tablas INRA (ANDRIEU y col., 1989) y las TRM (ALIBÉS y TISSERAND, 1990).

Especie o estadio	INRA		TRM IV	Diferencia g/kgPV ^{0,75}
	ULO	IV		
Raigrás italiano				
Vegetativo	0,95	79	80	+1
Encañado	1,02	74	72	-2
Espigado	1,17	64	60	-4
Festuca elevada				
Vegetativo	0,99	76	50	-16
Inicio de espigado	1,09	69	46	-13
Espigado	1,24	60	45	-15
Avena				
Encañado	0,94	80	61	-19
Espigado	1,25	60	65	+5
Grano pastoso	1,35	56	57	+1
Sorgo				
Encañado	1,04	72	47	-25
Inicio espigado	1,38	54	37	-17
Maíz				
Grano pastoso	1,32	57	52	-5
Grano vítreo	1,34	56	50	-6

En la tabla 10.11 se comparan los valores de las tablas presentadas por Andrieu y colaboradores (1989), correspondientes a los forrajes producidos en Francia, con los de las tablas de Alibés y Tisserand (1990), para forrajes de la Región Mediterránea. En general, en nuestras condiciones, la ingestibilidad de los forrajes disminuye. No obstante, al observar la magnitud de la variación, cabe pensar que los forrajes de festuca elevada y sorgo quizá no correspondan al mismo tipo de plantas en ambos casos.

La ingestibilidad de los *forrajes conservados* de gramíneas se compara, en la tabla 10.12, con el correspondiente forraje verde, para las mismas especies consideradas en la tabla 10.10.

Tabla 10.12
Valores lastre del forraje verde de gramíneas y de sus productos conservados según las tablas INRA (ANDRIEU y col., 1989).

Especie o estadio	MS (%)	ULO	ULL	ULV
Dactilo espigado				
Forraje verde	16,7	1,11	1,05	1,08
Ensilado directo sin aditivo	18,4	1,27	1,14	1,20
Ensilado directo con aditivo	18,4	1,22	1,05	1,06
Ensilado prehenificado	33,5	1,19	1,01	0,99
Heno, sin lluvia	85,0	1,36	1,05	1,08
Heno, con lluvia	85,0	1,49	1,10	1,17
Trigo en grano lechoso-pastoso				
Forraje verde	35,0	1,45	1,01	1,01
Ensilado sin aditivo	35,0	1,36	1,01	1,01
Maíz				
Forraje verde:				
grano lechoso	22,9	1,43	1,10	1,10
grano pastoso	27,3	1,43	1,05	1,05
grano vítreo	32,1	1,48	1,00	1,00
Ensilado:				
grano lechoso-pastoso	25,0	1,29	1,22	1,23
grano pastoso-vítreo	30,0	1,32	1,13	1,13
grano vítreo	35,0	1,34	1,03	1,05

El ganado ovino ingiere mejor el ensilado de maíz y de cereales inmaduros que sus correspondientes forrajes verdes, al revés de lo que sucede con el vacuno y a diferencia, igualmente, de lo observado respecto a las gramíneas pratenses.

El efecto del *nivel de humedad* sobre la ingestibilidad del ensilado de gramíneas pratenses ha sido estimado por Andrieu y Demarquilly (1987), teniendo en cuenta el tipo de ensilado (directo o con aditivos) y la longitud de las briznas. En este caso, de nuevo, el ganado ovino se comporta de modo diferente al vacuno, ya que se muestra poco sensible al contenido de MS de los ensilados, a diferencia de las vacas de leche y de los terneros en crecimiento.

10.7. Bibliografía

- ALIBÉS, X. y TISSERAND, J.-L., 1990. *Tableaux de la valeur alimentaire pour les ruminants des fourrages et sous-produits d'origine méditerranéenne*. IAMZ/CIHEAM. Zaragoza, España.
- ANDRIEU, J. y DEMARQUILLY, C., 1987. «Valeur nutritive des fourrages». *Bull. Tech. CRZV Theix*, INRA, 70, 61-73.
- ANDRIEU, J., DEMARQUILLY, C. y SAUVANT, D., 1988. «Tables de la valeur nutritive des aliments». En R. Jarrige (ed.), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA, París, 351-443.
- * ANDRIEU J., DEMARQUILLY, C. y SAUVANT, D., 1989. «Tables of feed used in France». En R. Jarrige (ed.), *Ruminant nutrition recommended allowances & feed tables*. INRA y John Libbey Eurotext, París-Londres, 213-303.
- CONRAD, H.R., PRATT, A.D. y HIBBS, J.W., 1964. «Regulation of feed intake in dairy cows. 1. Change in importance of physical and physiological factors with increasing digestibility». *J. Dairy Sci.*, 47, 54-62.
- DEMARQUILLY, C., ANDRIEU, J., MICHALET-DOREAU, B. y SAUVANT, D., 1989. «Measurement of the nutritive value of feeds». En R. Jarrige (ed.), *Ruminant nutrition recommended allowances & feed tables*. INRA y John Libbey Eurotext, París-Londres, 193-212.
- DEMARQUILLY, C., ANDRIEU, J. y WEISS, PH., 1981. «L'ingestibilité des fourrages verts et des foin et sa prévision». En *Prévision de la valeur alimentaire des aliments des Ruminants*. INRA Publ., Versailles, 155-167.
- * DULPHY, J.-P., FAVERDIN, P. y JARRIGE, R., 1989. «Feed intake: the Fill Unit systems». En R. Jarrige (ed.), *Ruminant nutrition recommended allowances & feed tables*. INRA y John Libbey Eurotext, París-Londres, 61-71.
- * DULPHY, J.P., FAVERDIN, P., MICOL, D. y BOQUIER, F., 1987. «Révision du système des Unités d'Encombrement (UE)». *Bull. Tech. CRZV Theix*, INRA, 70, 35-48.
- ERDMAN, R., 1993. «Silage fermentation characteristics affecting feed intake». En *Silage production. From seed to animal*. Proceedings from the National Silage Production Conference, Syracuse, New York. Northeast Regional Agricultural Engineering Service, 210-219.
- FAVERDIN, P., 1992. «Alimentation des vaches laitières: Comparaison des différentes méthodes de prédiction des quantités ingerées». *INRA Prod. Anim.*, 5 (4), 271-282.
- * FAVERDIN, P., BAUMONT, R. y INGVARSTEN, K.L., 1995. «Control and prediction of feed intake in ruminants». En M. Journet, E. Grenet, M.-H. Farce, M. Thériez y C. Demarquilly (eds.), *Recent developments in the nutrition of herbivores*. INRA éditions, París, 95-120.
- FERRET, A., GASA, J., PLAIXATS, J., CASAÑAS, F., BOSCH, LL. y NUEZ, F., 1997. «Prediction of voluntary intake and digestibility of maize silages given to sheep from morphological and chemical composition, in vitro digestibility or rumen degradation characteristics». *Anim. Sci.*, 64.
- FORBES, J.M., 1977. «Development of a model of voluntary food intake and energy balance in lactating cows». *Anim. Prod.*, 24, 203-224.
- * FORBES, J.M., 1995. *Voluntary food intake and diet selection in farm animals*. CAB international. Wallingford, Reino Unido.
- * GASA, J., 1995. *Ingestión voluntaria*. Curso de doctorado. Facultat de Veterinària de Barcelona. Bellaterra, Barcelona.
- GARNSWORTHY, P.C. y COLE, D.J.A., 1990. «The importance of intake in feed evaluation». En J. Wiseman y D.J.A. Cole (ed.), *Feedstuff Evaluation*. Butterworths, Londres, 147-160.
- HOVELL, F.D.D., NGAMBI, J.W.W., BARBER, W.P. y KYLIE, D.J., 1986. «The voluntary intake of hay by sheep in relation to its degradability in the rumen as measured by nylon bags». *Anim. Prod.*, 42, 111-118.
- INRA, 1978. *Alimentation des ruminants*. Ed. INRA Publ., Versailles. Francia.
- * JARRIGE, R., 1988. «Ingestion et digestion des aliments». En R. Jarrige (ed), *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. INRA, París, 29-56.
- * JARRIGE, R., DULPHY, J.-P., FAVERDIN, P., BAUMONT, R. y DEMARQUILLY, C., 1995. «Activités d'ingestion et de rumination». En R. Jarrige, Y.

- Ruckebusch, C. Demarquilly, M.-H. Farce y M. Journet (ed.), *Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion*. INRA, París, 123-181.
- LAFOREST, J.P., SEOANE, J.R., DUPUIS, G., PHILLIP, L. y FILPOT, P.M., 1986. «Estimation of the nutritive value of silages». *Can J. Anim. Sci.*, 66, 117-127.
- LEWIS, M., 1981. «Equations for predicting silage intake by beef and dairy cattle». *Proceedings of the sixth silage conference*, Edinburgh, 35-36.
- MAFF, 1975. *Energy allowances and feeding systems for ruminants*. Tech. Bull. 33, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Londres.
- MCCULLOUGH, M.E., 1981. *Feed programming of optimum rations for milk production and growth*. Misl. Pub. 110 Ga. Cooperative Extension Service, Athens, Georgia, EUA.
- MERTENS, D.R., 1987. «Prediction intake and digestibility using mathematical models of ruminant function». *J. Anim. Sci.*, 64, 1548-1558.
- MILFORD, R. y MINSON, D.J., 1966. «Intake of tropical pasture species». *Proceedings of the 9th International Grassland Congress 1*, 815-822.
- * MINSON, D.J., 1990. *Forage in ruminant nutrition*. Academic Press, Inc., San Diego, California, EUA.
- MINSON, D.J., BUTLER, K.L., GRUMMITT, N. y LAW, D.P., 1983. «Bias when predicting crude protein, dry matter digestibility and voluntary intake of tropical grasses by near-infrared reflectance». *Trop. Grassl.*, 21, 116-122.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1987. *Predicting feed intake of food-producing animals*. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- NEAL, H.D.St.C., THOMAS, C. y COBBY, J.M., 1984. «Comparisons of equations for predicting voluntary intake by dairy cows». *J. agric. Sci., (Camb.)*, 103, 1-10.
- NORRIS, K.H., BARNES, R.F., MOORE, J.E., y SHENK, J.S., 1976. «Predicting forage quality by infrared reflectance spectroscopy». *J. Anim. Sci.*, 43, 889-897.
- PLEGGE, S.D., GOODRICH, R.D., HANSON, S.A. y KIRICK, M.A., 1984. «Predicting dry matter intake of feedlot cattle». *Proceedings of the Minnesota Nutrition Conference*. University of Minnesota, St. Paul, Minnesota, EUA.
- * POPPI, D.P., 1996. «Predictions of food intake in ruminants from analyses of food composition». *Aust. J. Agric. Res.*, 47, 489-504.
- REDSHAW, E.S., MATHISON, G.W., MILLIGAN, L.P. y WEISENBURGER, R.D., 1986. «Near infrared reflectance spectroscopy for predicting forage composition and voluntary consumption and digestibility in cattle and sheep». *Can. J. Anim. Sci.*, 66, 103-115.
- ROOK, A.J., DHANOA, M.S. y GILL, M., 1990. «Prediction of the voluntary intake of grass silages by beef cattle». *Anim. Prod.*, 50, 455-466.
- SEOANE, J.R., COTE, M. y VISSER, S.A., 1982. «The relationship between voluntary intake and the physical properties of forages». *Can. J. Anim. Sci.*, 62, 473-480.
- THORNTON, R.F. y MINSON, D.J., 1972. «The relationship between voluntary intake and mean apparent retention time in the rumen». *Aust. J. Agric. Res.*, 23, 871-877.
- THORNTON, J.H., OWENS, F.MN. y GILL, D.R., 1985. «Feed intake by feedlot beef steers: Influence of initial weight and time of feed». *Okla. Agric. Exp. Stn. Misc. Pub.*, MP-117, 320-331.
- VADIVELOO, J. y HOLMES, W., 1979. «The prediction of the voluntary feed intake of dairy cows». *J. agric. Sci., (Camb.)*, 93, 553-562.
- * VAN SOEST, P.J., 1994. *Nutritional ecology of the ruminant* (2nd ed.). Cornell University Press, Ithaca, Nueva York.
- WARD, R.G., SMITH, G.S., WALLACE, J.D. URQUHART, N.S. y SHENK, J.D., 1982. «Estimates of intake and quality of grazed range forage by near infrared reflectance spectroscopy». *J. Anim. Sci.*, 54, 399-402.
- * WILSON, D.J. y MINSON, J.R., 1994. «Prediction of intake as an element of forage quality». En G.C. Fahey (ed.), *Forage quality, evaluation, and utilization*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America y Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, EUA, 533-563.

Índice de conceptos

A

abonado nitrogenado, véase nitrógeno
ácidos orgánicos, 128
acumulación de hidratos de carbono, 96
acumulación de materia seca, 78, 84, 98, 104
 cereales de invierno, 79, 85, 98, 104
 gramíneas pratenses, 79
 maíz, 78, 79, 98
 trigo, 78, 104
 efecto de la integral térmica, 84, 85
 efecto del agua, 85, 104
 efecto del nitrógeno, 85, 104
acumulación de nitrógeno en el grano, 97, 102
acumulación de sustancias de reserva, 76, 93, 95
 cebada, 94, 95
 maíz, 95
ahijado, 56
 aptitud de las especies, 58
 cereales de invierno, 60
 gramíneas pratenses, 62
 ciclo anual, 61
 competencia, 57, 60
 inhibición, 76
 efecto de la densidad de siembra, 60
 efecto del nitrógeno, 59, 62
 efecto de otros factores, 58, 59, 60
alargamiento del tallo, 75
alcaloides, 143
alimentación *ad libitum*, 125, 203, 214
almidón 130, 132
 en maíz, 132, 133
 determinación, 148
 digestibilidad, 176
altura de corte, 116, 118, 120, 123
análisis de la composición química, 144
 análisis de los principios inmediatos, 144
 método de Cornell, 144, 148
 método de Kjeldahl, 147
 método de Weende, 144
 método NIRS, 145, 150
 sistema de van Soest, 144, 146
antesis, 75, 76
 centeno, 76

apetibilidad, 203
ápex o ápice, 18, 19, 47, 75
 reproductivo, 74
 vegetativo, 74
 eliminación, 114
aristas, 29, 101
asurado, 103
azúcares libres, 128
 determinación, 148

B

banderola, 23
biomasa del cultivo en antesis, 101

C

cajas metabólicas, 192
calidad de la semilla, 49
calidad del forraje, 55, 90, 121, 125
caña, 20
capa de aleurona, 36
capacidad de ingestión, 203, 204
 efecto de la concentración energética, 204
capacidad fotosintética, 100
 arroz, 100
carbohidratos no estructurales, véase glúcidos no estructurales
cariópside, 33
cáscara, 36
celulosa, 136, 176
cero de vegetación, 48
césped, 112, 113
ciclo de desarrollo, 39
 cereales, 40
 dactilo, 109
 gramíneas pratenses, 40
 trigo, 39, 40, 42
 efecto de la temperatura, 41
 efecto del fotoperíodo, 41
coleóptilo, 35, 45

coleoriza, 37, 47
 componentes del rendimiento, 43, 82
 espiguillas/inflorescencia, 82
 flores/espiguilla, 83
 granos/flor, 83
 granos/m², 44, 82
 hijuelos/m², 82
 componentes químicos, 128
 composición morfológica de los forrajes, 127
 avena, 183
 cebada, 183
 cereales de invierno, 127, 182
 gramíneas pratenses, 127, 181
 maíz, 127, 182
 trigo, 182
 evolución, 183
 composición química de los forrajes, 126
 análisis, 144
 maíz, 146
 constituyentes nitrogenados no proteicos, 135
 constituyentes parietales, 129, 136
 cereales de invierno, 138
 diversas gramíneas, 136
 efecto de diversos factores, 138
 contenido en materias nitrogenadas, 129
 crecimiento extravaginal, 19, 25
 Agrostis gigantea, 19, 25
 Ammophila arenaria, 25
 Holcus lanatus, 19
 crecimiento intravaginal, 20
 crecimiento vegetativo, 69
 cultivar, efecto del, 42, 54, 58, 68, 81, 83, 84, 85, 86,
 87, 88, 101, 104, 105, 113, 120, 133, 138, 139, 141,
 143, 179, 181, 183, 190, 209
 cutina, 142
 diversas gramíneas, 143

D

degradabilidad de la proteína, 165
 predicción, 165, 166
 efecto de la conservación del forraje, 166
 degradabilidad teórica de la proteína, 168, 169, 170
 cebada, 170
 gramíneas pratenses, 170
 degradación de proteína en el rumen, 165
 desarrollo de la inflorescencia, 82
 efecto de la lluvia, 84
 efecto de la temperatura, 82, 83
 efecto del nitrógeno, 83, 84
 efecto de otros factores, 83

desarrollo del embrión, 93
 deshidratado, efecto del, 176, 173
 digestibilidad, 126, 162, 173
 cereales de invierno, 180, 191
 gramíneas pratenses, 185, 190
 maíz, 190, 191
 sorgo, 184
 componentes químicos, 176, 177
 órganos, 178, 179, 180
 paredes, 175, 176
 efecto de la conservación del forraje, 188, 189
 efecto de la temperatura, 178, 181, 186
 efecto del contenido en lignina, 177
 efecto de otros factores, 181, 183, 187
 digestibilidad de la energía, 157, 162
 digestibilidad de la materia orgánica, 156, 157, 175
 cereales de invierno, 181
 gramíneas pratenses, 181
 maíz, 181
 digestibilidad de la materia seca, 175
 gramíneas pratenses, 184
 digestibilidad intestinal de la proteína, 167
 digestibilidad real de la proteína, 168, 169
 distensión del aparato digestivo, 204
 distribución de los fotosintatos, 96
 dormancia, 93, 99
 arroz, 99
 avena loca, 99
 cebada, 97
 durrina, 142, 143

E

edad de la planta, efecto de la, 138, 178, 179, 181, 192,
 193, 194
 efecto de llenado, 204
 eficiencia en la utilización de la energía, 126, 158,
 160, 162
 embrión, 36
 encamado, 89
 encañado, 73
 endospermo, 36
 energía bruta del forraje, 155
 diversas especies, 163
 energía bruta ingerida, 158
 energía digestible, 155, 156
 diversas especies, 163

energía metabolizable, 155, 156, 157, 162
 coeficiente de utilización, 161
 diversas especies, 163
 en el estadio inicio espigado, 163
 estimación, 160

energía metabolizable ingerida, 158

energía neta, 155, 156, 162
 diversas especies, 163

energía retenida por el animal, 158

ensilado, efecto del, 130, 166, 176, 188, 212

entrenado, 20

epiblasto, 37

escutelo, 37

especie, efecto de la, 53, 58, 68, 83, 84, 104, 120, 121, 131, 133, 138, 145, 179, 181, 184, 190, 209

espectro de absorción, 151

espectrofotometría de la reflectancia en el infrarrojo cercano, 145, 150, 199

espectrofotómetro NIRS, 150, 199
 calibración, 151, 152
 validación, 151

espiga, 30
 cebada de dos carreras, 31
 cebada de seis carreras, 31
 trigo, 79
 crecimiento, 78

espiguilla, 28
 avena, 29

estadio, 39
 doble pliegue, 73, 74, 77
 espiga a 1 cm, 73, 86, 89, 89
 espiga a 10 cm, 86, 90, 114
 espigado, 73, 76
 floración, 75, 76, 77
 inicio encañado, 77
 grano lechoso, 93
 grano pastoso, 93, 94
 zurrón, 73, 75, 77

estípulas, 22
 diversas especies, 22

estolón, 19, 25

estructura de la planta, 68, 112, 113, 118, 123
 césped, 113
 raigrás inglés, 65

extractivos no nitrogenados, 144

extracto etéreo, 144

F

fase, 39
 acumulación de reservas, 93
 ahijado, 61
 crecimiento lineal del grano, 95, 100
 desarrollo de la inflorescencia, 73, 75
 desarrollo de la plántula, 51
 desarrollo del grano, 101
 desecación del grano, 94, 103
 encañado, 73
 iniciación floral, 40, 73, 74
 latencia, 95
 multiplicación celular intensa, 93
 producción de hojas, 51
 siembra-nacencia, 47
 trigo, 47, 48

fase juvenil, 80, 81

fecundación, 75, 76, 77
 arroz, efecto de la temperatura, 83

fibra ácido detergente, 144, 145, 146, 147

fibra bruta, 144, 145

fibra neutro detergente, 146

filocrón, 53

fitómero, 20

floración, 75, 76, 77

formación de bulbos, 20

fotoperíodo, efecto del, 41, 53, 80, 83, 88
 cultivares insensibles al fotoperíodo, 81

fotoperíodo crítico, 80

fotosíntesis bruta, 64, 112

fotosíntesis neta, 64

frecuencia de corte, 112, 118, 119

fructanos, 128, 130
 determinación, 148

G

gen *brown midrib*, 138, 184, 209

germinación, 47

glúcidos, 128

glúcidos citoplasmáticos, 128, 130

glúcidos de reserva, 130

glúcidos no estructurales, 130
 cereales de invierno, 133
 gramíneas pratenses, 130, 131
 maíz, 132
 determinación, 148
 papel, 131

glúcidos solubles, 130
 en tallo, 133

glucósidos cianógenos, 143

glumas, 28

glumillas, 29

gramíneas de clima templado, 20, 48, 65, 67, 117, 120, 129, 130, 140, 141, 184, 194, 209, 210

gramíneas subtropicales, 67, 120

gramíneas tipo C3, 65, 66, 67, 69, 117, 120, 121, 178, 179, 194

gramíneas tipo C4, 65, 66, 67, 69, 120, 178, 179, 184, 194

gramíneas tropicales, 66, 67, 120, 130, 140, 141, 184, 209, 210

gramínea plurianual, 109

grano, 33
 arroz, 33, 36, 37
 avena, 33, 37
 cebada, 33, 37
 cebada de dos carreras, 34
 cebada de seis carreras, 34
 centeno, 33, 37
 maíz, 33, 37
 mijo, 33, 37
 panizo, 33
 sorgo, 33, 37
 trigo, 33, 36, 37
 triticale, 33

grano desnudo, 33, 47

grano vestido, 33, 47

H

hemicelulosas, 136, 176, 177

henificado, efecto del, 130, 166, 189, 221

hidratos de carbono, véase glúcidos

hijuelos, 17, 18, 56
 evolución del nº de hijuelos, 60
 muerte, 60, 61
 producción, 56
 trigo, 57
 cereales de invierno, 62
 raigrás inglés, 56, 62
 ritmo de aparición, 58, 59, 61
 gramíneas pratenses, 58

hijuelos secundarios, 56

hoja bandera, 23
 cebada, 22
 trigo, 23

triticale, 23
 protección, 106

hojas, 22
 crecimiento, 52
 emergencia, 53
 longevidad, 54
 muerte de hojas, 54, 63, 64, 119
 peso de las hojas, 55, 64, 119
 producción, 55, 78
 senescencia, 35
 superficie de la hoja, 54
 tejidos de la hoja, 129

humedad del suelo, efecto de la, 48, 54, 59, 67, 68, 83, 85, 100, 102, 104, 117

I

incremento térmico o extracalor, 157, 159

índice de cosecha, 104, 105
 efecto del cultivar, 104

índice de superficie foliar, 116, 119, 122

inducción a la floración, 80

inducción primaria, 80, 81
 cereales de invierno, 81
 gramíneas de clima templado, 72

inducción secundaria, 80
 cereales de invierno, 80
 pratenses de clima templado, 80

inflorescencia, 20, 28
 avena, 30, 32
 cebada, 32
 cebada de dos carreras, 28, 31
 cebada de seis carreras, 31
 cereales, 32
 gramíneas pratenses, 31
 maíz, 29, 32
 raigrás inglés, 28, 31
 sorgo, 30, 32

ingestibilidad, 127, 203
 cereales de invierno, 210
 gramíneas pratenses, 209, 210
 maíz, 210
 efecto de la conservación del forraje, 212, 213
 efecto de la digestibilidad, 205
 efecto del concentrado, 206
 efecto del contenido en materia seca, 205
 efecto de otros factores, 208, 209, 210, 211

ingestión voluntaria, 126, 127, 159, 204

ingestión de forraje, 112, 118, 119

inicio de vegetación, 86

integral térmica, efecto de la, 84, 85

intensidad de pastoreo, 112

L

lecho de siembra, 50
lemná, 29
lignina, 136
 cereales de invierno, 137
 gramíneas, 137, 143
 leguminosas, 137
 evolución, 137
lignina ácido detergente, 146, 147
lígula, 22
 diversas especies, 22
limbo, 22
lípidos, 128
lodículos, 28
luz, efecto de la, 54, 58, 68, 83, 133, 211

M

macolla, 56
maduración del grano, 101, 105
 trigo, 101
madurez de cosecha, 94
madurez fisiológica, 86, 94, 95
marcadores externos, 192
marcadores internos, 192
mata, 17, 18
 arroz, 17
 ballico, 19
 dactilo, 17
 Poa annua, 57
 trigo, 17, 66
materia orgánica fermentable, 167, 169
materias minerales, véase minerales
materias nitrogenadas, 128, 134, 176
 cereales de invierno, 134
 gramíneas pratenses, 134
 leguminosas, 134
 evolución, 134
 efecto de la fertilización, 134
 efecto de la producción de materia seca, 134
mazorca, 29
meiosis, 75
metabolismo del nitrógeno en el rumiante, 164
migración de reservas, 96
minerales, 129, 139, 144
 diversos minerales, 140, 141

en gramíneas, 139
efecto del suelo, 139

momento óptimo de aprovechamiento, 122

N

nascencia, 47
 efecto de la humedad del suelo, 48
 efecto de la temperatura, 48
nictiperíodo crítico, 80
nitratos en el forraje, 135
nitrógeno, efecto del, 54, 59, 62, 68, 80, 83, 84, 85, 89,
 100, 102, 103, 104, 105, 117, 122, 123, 132, 134,
 135, 143, 178, 187, 211
nivel de reservas, 116
nudo, 20
nudo de ahijado, 56

P

pálea, 29
panícula, 30
 avena, 20
pastoreo continuo intensivo, 112, 122, 123
pastoreo de cereales de invierno, 69, 113
pastoreo rotacional, 123
período, 39
 de formación y maduración del grano, 40, 41, 93
 trigo, 93, 94
 efecto de la temperatura, 106
 reproductivo, 40, 73
 vegetativo, 40, 47, 77
período aconsejable de aprovechamiento, 122
período crítico respecto al agua, 89
persistencia del prado, 120
peso de 1.000 granos, 33, 44, 100
 efecto de la humedad del suelo, 100, 102
 efecto de la temperatura, 100, 102
 efecto del cultivar, 101
peso específico, 34
 cebada, 35
peso final del grano en trigo, 102
plagas y enfermedades, efecto de las, 100, 104, 187,
 211
plantas cespitosas, 20
plantas de día corto, 80
plantas de día largo, 80

- plantas dioicas, 29
 - plantas monoicas, 29
 - plántula, 37
 - plasticidad respecto de la siembra, 62
 - plúmula, 37
 - poder germinativo, 50
 - polisacáridos amorfos, 128
 - polisacáridos de reserva, 128
 - polisacáridos estructurales, 128
 - porte, 21, 65
 - avena, 21
 - raigrás inglés, 21
 - raigrás italiano, 21
 - trigo, 21
 - captación de la luz, 65
 - precocidad, 80, 90, 106
 - cereales de invierno, 87, 106
 - cereales de verano, 106
 - cultivares de sorgo, 86
 - efecto de diversos factores, 88, 89
 - precocidad de espigado, 86
 - precocidad de estadio espiga a 1 cm, 86, 88, 89
 - predicción de la degradación de la proteína en el rumen, 165, 166
 - predicción de la digestibilidad, 192
 - análisis de los principios inmediatos, 194
 - composición química, 192
 - degradabilidad *in sacco*, 194, 197
 - digestibilidad *in vitro*, 194, 196
 - edad de la planta, 192, 193, 194
 - estadio de desarrollo, 192, 193
 - fibra ácido detergente, 193
 - fibra bruta, 193
 - fibras de van Soest, 193, 194
 - métodos enzimáticos, 193, 194, 198
 - métodos *in vivo*, 192
 - métodos microbiológicos, 192
 - NIRS, 193, 199
 - predicción de la ingestibilidad, 214
 - sistema INRA de las unidades lastre, 216
 - prefoliación, 23
 - Dactylis glomerata*, 23
 - raigrás inglés, 23
 - raigrás italiano, 23
 - primordio de hoja, 52, 73
 - primordios de espiguilla, 74
 - primordios de glumas, 77
 - producción de forraje, 42, 69, 90
 - ballico, 43
 - efecto de la temperatura, 69
 - producción de forraje óptima, 121
 - producción de grano, 43, 69, 89
 - producción de materia seca, 67
 - cereales de invierno, 68
 - gramíneas pratenses, 63
 - período vegetativo, 63
 - rebrote, 112, 115
 - efecto de la humedad del suelo, 67
 - efecto de la temperatura, 67, 68
 - efecto del momento de siega, 115
 - efecto del nitrógeno, 68
 - producción de materia seca máxima, 90
 - producción de semillas, 106
 - cereales, 106
 - gramíneas pratenses, 106
 - productividad de la ración, 159
 - con alfalfa, 159
 - con bermudagrass, 159
 - con maíz ensilado, 159
 - profundidad de siembra, 49, 50, 60
 - proteína bruta, 134, 144
 - proteína bruta digestible, 134, 144
 - proteína digestible en el intestino, 168
 - proteína microbiana, 168
 - proteína no degradada, 168
 - proteínas, 135
 - proteínas insolubles, 135
 - proteínas solubles, 135
- ## R
- raíces (véase, también, sistema radicular), 26
 - raíces adventicias, 25, 27, 57
 - raíces de anclaje, 27
 - raíces nodales, 27
 - raíces primarias, 25
 - raíces secundarias, 27
 - raíces seminales, 26
 - raquis, 30
 - rastrojo, 112, 113, 116
 - raza ripollesa, 117, 216
 - reacciones de Maillard, 131, 149, 179, 189
 - rebrote, 109, 111
 - Festuca elatior*, 117
 - gramíneas pratenses, 120

período reproductivo, 114, 115
período vegetativo, 111
efecto de la frecuencia de corte, 120
efecto de la humedad del suelo, 117
efecto de la temperatura, 117
efecto de las excreciones, 118
efecto del pisoteo, 118
régimen de aprovechamientos, 68
regulación metabólica, 204
rizoma, 19, 25, 47, 50

S

sacarosa, 128, 130
salvado, 36
secado del grano, 103
segundo ciclo, 109
 bromo, 110
 raigrás italiano, 110
segundo ciclo natural, 41, 109
 gramíneas pratenses, 41
semilla de las gramíneas pratenses, 35
sequía, efecto de la, 54, 60, 80, 100, 104, 105, 133, 143, 187, 211
siembra, 50
 gramíneas pratenses, 50
 utilización del rodillo, 50
sílice, 143
síntesis de proteína en el rumen, 164
síntesis de proteína microbiana, 167
sistema de pastoreo, 123
sistema de valoración de los alimentos, 161
 francés, 161
 inglés, 161
 USA, 161
sistema radicular, 26
 maíz, 26, 27
 trigo, 26
 actividad, 116, 117
sistemas de valoración proteica, 147
 sistema PDI, 147
subaprovechamiento, 123
substancias de reserva, 76, 95, 96
 procedencia, 96, 100, 101
substancias pécticas, 136, 176

T

tallo, 24
 Agrostis gigantea, 25
 maíz, 24
 crecimiento, 78
 glúcidos solubles, 133
 tejidos del tallo, 129
taninos, 142
tasa de sustitución, 206
 variación, 206
 efecto del animal, 206, 208
 efecto del forraje, 207, 208
temperatura, efecto de la, 41, 48, 53, 54, 55, 57, 67, 68, 69, 82, 83, 84, 88, 99, 100, 102, 106, 117, 120, 133, 143, 178, 179, 181, 186, 190, 191
testa, 36

U

unidades forrajeras carne, 161, 162
unidades forrajeras leche, 161, 162
unidades lastre, 216
 diversas especies, 218, 219
 estadio inicio de espigado, 218

V

vaina, 22
valor alimenticio, 126
valor energético, 155, 162
 estimación, 160
valor nutritivo, 125, 126, 127, 155
valor proteico, 155, 164
 diversas especies, 171
variedad «alternativa», 89
variedades de invierno, 81
variedades de primavera, 81, 87
vástago, 19, 20
vástago principal, 17, 18, 19, 56, 57
vernalización, 41, 80

Y

yemas axilares, 20

Índice de especies

- Agropyrum repens*, 19
Agrostis gigantea, 19, 25
Alopecurus bulbosus, 20
Ammophila arenaria, 25
Arroz, 17, 22, 28, 30, 32, 33, 36, 37, 66, 80, 83, 99, 100, 104, 143, 180
Avena, 20, 21, 22, 24, 28, 29, 30, 32, 33, 34, 37, 54, 58, 80, 84, 85, 87, 98, 99, 102, 133, 139, 163, 169, 171, 178, 180, 181, 183, 184, 185, 191, 218, 219
Avena loca (*Avena sterilis*), 99
Bambú, 24, 66
Bromus catharticus, 35, 110, 121, 181
Bromus inermis, 35, 80, 110, 121, 178, 187, 210
Buchloe dactyloides, 29
Caña común (*Arundo donax*), 20, 24
Caña de azúcar, 66, 143
Cebada, 22, 24, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 37, 41, 44, 47, 53, 54, 55, 59, 69, 80, 84, 85, 87, 88, 94, 95, 97, 99, 101, 103, 105, 106, 137, 139, 142, 149, 163, 167, 169, 170, 171, 178, 180, 181, 183, 184, 191, 209
Cebada de dos carreras, 28, 31, 34
Cebada de seis carreras, 31, 34
Centeno, 22, 30, 32, 33, 34, 35, 37, 58, 76, 80, 104, 105, 139, 163, 171, 178, 181, 191, 218
Chloris gayana, 120, 209, 210
Cynodon dactylon (bermudagrass), 25, 149, 159, 184, 186, 210
Dactilo (*Dactylis glomerata*), 17, 22, 23, 31, 35, 67, 78, 80, 86, 109, 113, 120, 121, 125, 130, 131, 136, 137, 139, 141, 162, 163, 167, 171, 177, 178, 180, 181, 184, 185, 187, 190, 205, 210, 211, 218, 219
Digitaria decumbens, 209, 210, 211
Festuca elevada (*Festuca elatior*, *F. arundinacea*), 22, 23, 30, 31, 55, 66, 67, 80, 85, 90, 117, 120, 121, 125, 131, 139, 141, 143, 149, 163, 171, 178, 181, 185, 190, 205, 209, 210, 218, 219
Festuca ovina, 20
Festuca pratensis, 76, 80, 141
Fleo (*Pbleum pratensis*), 22, 31, 35, 115, 120, 125, 131, 139, 143, 163, 171, 178, 180, 181, 185, 187, 190, 205, 209, 210, 218
Holcus lanatus, 19
Lolium temulentum, 81
Maíz, 20, 23, 24, 26, 27, 29, 30, 32, 33, 34, 37, 48, 58, 66, 78, 79, 80, 95, 96, 97, 98, 100, 104, 127, 132, 133, 136, 137, 138, 139, 146, 149, 159, 163, 167, 169, 171, 178, 180, 181, 182, 184, 188, 190, 191, 194, 195, 207, 209, 210, 212, 216, 218, 219
Mijo, 30, 32, 33, 34, 37, 80
Panizo (*Pennisetum typhoides*), 32, 33
Paspalum dilatatum, 53, 205, 210
Phalaris aquatica, 20, 22, 31, 35, 76, 80, 121, 143, 178
Phalaris arundinacea, 210
Phleum bulbosum, 20
Poa annua, 57
Poa bulbosa, 20
Raigrás inglés, 21, 22, 23, 28, 29, 30, 31, 35, 53, 56, 61, 62, 65, 67, 80, 81, 85, 86, 116, 120, 121, 125, 130, 131, 136, 139, 141, 163, 171, 177, 178, 180, 181, 184, 185, 186, 190, 209, 210, 218
Raigrás italiano, 21, 22, 23, 30, 31, 33, 35, 43, 63, 79, 80, 81, 84, 85, 110, 120, 121, 125, 126, 130, 131, 135, 136, 139, 163, 171, 177, 181, 185, 190, 194, 209, 210, 218, 219
Setaria italica, 80, 178
Sorgo, 20, 24, 30, 32, 33, 34, 37, 48, 58, 66, 80, 86, 87, 95, 97, 100, 117, 127, 138, 142, 163, 169, 171, 178, 181, 184, 194, 205, 210, 212, 218, 219
Trigo, 17, 21, 22, 23, 24, 26, 29, 30, 32, 33, 34, 36, 37, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 47, 48, 49, 51, 52, 53, 54, 56, 57, 58, 74, 78, 79, 80, 82, 84, 85, 87, 88, 93, 94, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 113, 133, 136, 137, 139, 142, 143, 149, 163, 169, 171, 178, 180, 181, 182, 183, 184, 191, 218, 219
Trigo duro, 24, 34, 43, 58
Triticale, 23, 30, 32, 33, 34, 41, 54, 58, 81, 85, 87, 98, 104, 105, 104, 179, 183, 191
Zizania aquatica, 29

Miquel Pujol es Catedrático de la Escola Universitària d'Enginyeria Tècnica Industrial de la Diputació de Barcelona (EUETIB). En dicha escuela es coordinador y profesor de las asignaturas Sistemes de Producció Vegetal, Producció de Cereals i Proteaginoses i Producció de Farratges.

El presente libro es el resultado de un trabajo de diversos años relacionado con la docencia de las referidas asignaturas y constituye la culminación de la revisión bibliográfica iniciada en su tesis doctoral sobre la producción de forraje de cereales de invierno inmaduros, dirigida por Gerardo Caja, catedrático de la Facultat de Veterinària de Barcelona.

Con el fin de exponer los conceptos más útiles para conocer, manejar y aprovechar las gramíneas empleadas en la producción de cereales y forrajes, esta obra comprende un capítulo en el cual se presentan, con detalle y profusión de ilustraciones y fotografías, las principales características morfológicas de las gramíneas; cinco capítulos en los cuales se profundiza en el ciclo de desarrollo de las plantas de esta importantísima familia botánica, incluyendo el rebrote de las gramíneas pratenses; y cuatro capítulos dedicados a exponer, con claridad y precisión, los aspectos más actuales sobre la utilización de las gramíneas como forraje, lo cual, por otra parte, constituye una novedad respecto a los manuales habituales.

Las numerosas fotografías que acompañan al texto permiten no tan sólo resaltar algunos de los conceptos más importantes desarrollados en el escrito, sino también mostrar interesantes situaciones de nuestra realidad productiva.