

**INFLUENCIA DEL ESTADO DE LA PASTURA SOBRE LOS
FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR DE AGROPIRO ALARGADO BAJO
PASTOREO CONTINUO DE VACUNOS**

Víctor H. Burghi

Tesis presentada como requisito para optar al grado de

MAGISTER SCIENTIAE

Programa de Posgrado en Ciencias Agrarias

Curso de Posgrado en Producción Animal- Ciclo Académico 2002 - 2004

Facultad de Ciencias Agrarias - Universidad Nacional de Mar del Plata

Estación Experimental Agropecuaria de Balcarce - INTA

Balcarce, Mayo 2006

**INFLUENCIA DEL ESTADO DE LA PASTURA SOBRE LOS
FLUJOS DE TEJIDO FOLIAR DE AGROPIRO ALARGADO BAJO
PASTOREO CONTINUO DE VACUNOS**

Víctor H. Burghi

Aprobada por

.....

Mónica Agnusdei Ing. Agr. Dr
Consejero Principal

.....

Roberto Fernandez Grecco Ing. Agr.
Miembro del Comité Consejero

.....

Omar Scheneiter Ing. Agr (Ms.Sc)
Delegado de la Junta Asesora

“Sería muy egoísta de mi parte si le dedicara
esta trabajo de tesis a mi esposa Roxana y a
mis hijos Agustina, Valentina, Vittorio,
Santino y Alesio.....
ya que a ellos también les pertenece”

AGRADECIMIENTOS

- A DIOS por sobre todas las cosas.....
- A mi esposa Roxana, y a mis hijos Agustina, Valentina, Vittorio, Santino y Alesio, por haber tolerado mi falta de dedicación hacia ellos mientras duró mis estudios de posgrado.
- A mis padres Hugo y Ana que siempre me motivaron a estudiar y me apoyaron en todo orden de la vida.
- A mi suegra Adelma que me ayudó en momentos difíciles en Balcarce y en la actualidad en Córdoba, apoyándome a mi y a mi familia.
- Al grupo de Producción y Utilización de Pasturas encabezado por Mónica Agnusdei y a "Tito" Fernandez Grecco, Alejandra Marino, Jorge Castagno y Silvia Assuero.
- Al laboratorio de Pasturas con sus integrantes: Oscar Erquiaga, Juan Forte, José Méndez (Senior) y Martín Pérez por la separación de muestras y el trabajo en el campo.
- Al Ing, Carlos Mezzadra y al Dr. Anselmo Odeón (ex y actual Director del posgrado, respectivamente) por la ayuda brindada.
- Al INTA como institución que me brindó la posibilidad de capacitarme.
- A los Ings. Agrs. Emilio Severina, Enrique Ustarroz, Julio Mombelli y Marcelo DeLeón (Director regional de Córdoba, Director de la EEA Manfredi y Coordinadores de área de producción animal, respectivamente) por haber apoyado la realización de este posgrado.
- Al Ing. Agr. Carlos Ferrando de mi extrañable INTA La Rioja, que me encamino en la investigación en producción animal.
- Al Dr Alberto Caparrós, al Ing. Agr. Javier Molina, al Aux. Téc. Angel Lapeña y al encargado del Campo Experimental Anexo INTA Deán Funes Julio Carranza, por "cuidarme la espalda" y seguir trabajando en el norte cordobés.
- A todos los "tiller's boy's" (*en cordobés a todos los neró's que me ayudaron a medir plantitas*) que colaboraron conmigo en el campo: Alejandra Marino, "Tito" Grecco, Martín Pérez, Oscar Erquiaga, "Fito" Cortéz, Carlos Robson, Germán "macollito" Berone, Nicolás "Toto" Bertollotti, Alejandro Chicattun, Nicolás "Chango" Rieszer.
- A todos los amigos que hice en el posgrado a través de las distintas camadas: Mateo Pascuet, Sebastián Lopez Valente, Delfina Montiel, Chino Utsumi, Mariano Peralta, Victor "gomina" Utrilla, Gustavo "Todoterreno" Depetris, Nicolás "Como andai que deci que

contai" Mucci, Valeria Parra, Carlos Robson, Nicolas Rieszer, Fernando Barrio, Pablo Lorenzatti, Nicolás Bertollotti, Germán Berone, Irene Ceconi, Jorge "Locomotor" Navarro, Brian Becker, Sebastian Riffel, Mariano Vinardell, Jorgelina Flores, Diego Benderski, "Milo" Aguilar, Daniel Kucseva, Tomas Vera y Raquel Brizuela.

- A todos los cohabitantes del casino-dormitorio-madriguera: Carla Maringolo, Alejandro "flaco alcohólico" Yielpo, Alejandro Bureau, Gustavo Depetris, Nicolás Mucci, "pajarito" Damico y Carlos Robson, y a todos los actuales que están en un sinnúmero.
- A todos los participantes del SPA de la fotocopiadora, comenzando por la regente Cecilia Carabaca y su hermana Ana, Laura Erquiaga, Laura Malena, Alejandro Masagué, Maxi Eiza, Ariana Digilio, Carlos Robson, Marcelo Gutierrez y María José, *por los mates y por la vida real*.
- A Adriana Cano por todas las hojas, salidas, corridas, etc, etc... que realizó en SAS y por su desinterés.
- A Marita Cocimano por ser más que una secretaria, una amiga.
- A Silvia Cícala y Andrea Pereira, por su amabilidad y sus muestras desinteresadas para colaborar conmigo y para con mi familia.
- A Graciela Cherinotti, "enfermera" de profesión y "mamá" de corazón (que nunca logro alcanzarme con la antitetánica) y ahora actual "niñera" del casino-dormitorio, por toda la ayuda que me brindó.
- Y por último a Carlos Robson, su esposa Inés y sus hijos Eduardo y Juan, por todos los momentos vividos y compartidos en familia.

A todos..... MUCHAS GRACIAS!!!!!!

INDICE GENERAL

	<u>Pag.</u>
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Indice general	vi
Indice de Cuadros	viii
Indice de figuras	x
Resumen	xii
Abstract	xiv
1. Introducción	1
2. Revisión Bibliográfica	4
2.1. Flujo de tejidos foliar en pasturas bajo pastoreo	4
2.2. Características estructurales de la pastura que afectan los flujos de tejido foliar	5
2.3. Mecanismos determinantes de los flujos de tejido foliar en pasturas	9
2.3.1. Morfogénesis foliar	9
2.3.2. Dinámica de la defoliación	11
2.4. Eficiencia de utilización del crecimiento del forraje	12
2.5. Hipotesis	15
2.6. Objetivos	16
2.6.1. Objetivos generales	16
2.6.2. Objetivos específicos	16
3. Materiales y Métodos	17
3.1. Sitio y período experimental	17
3.2. Condiciones climáticas	17
3.3. Tratamientos y diseño experimental	19
3.4. Control de los tratamientos	19
3.5. Mediciones sobre la pastura	20
3.5.1. Generales	20
3.5.1.1. Biomasa de forraje	20
3.5.1.2. Índice de área foliar	20
3.5.2. Detalladas	21
3.5.2.1. Mediciones de flujo de tejido foliar	21
3.5.2.1.1. Marcación de macollos individuales	21
3.5.2.1.2. Medición de longitud de láminas	21

3.5.2.2. Variables estimadas	22
3.6. Análisis estadístico	23
4. Descripción general del ensayo	24
4.1. Manejo del experimento	24
4.1.1. Control de altura de la pastura	24
4.1.2. Control de la carga animal	26
4.1.3. Control del Índice de área foliar y de la biomasa de forraje	28
4.1.3.1. Relación entre Índice de área foliar y altura de la pastura	28
4.1.3.2. Relación entre biomasa de forraje y altura de la pastura	28
4.1.3.3. Evolución del IAF	29
4.1.3.4. Evolución de la biomasa del forraje	31
4.2. Descripción de la estructura de la pastura	33
4.3. Consideraciones finales sobre las condiciones experimentales	34
5. Resultados	36
5.1. Densidad y tamaño de macollos	36
5.2. Crecimiento de forraje	38
5.2.1. Tasa de elongación de láminas por macollo	38
5.2.2. Tasa de crecimiento de láminas por hectárea	41
5-3. Senescencia	42
5.3.1. Tasa de senescencia de láminas por macollo	42
5.3.2. Tasa de senescencia de láminas por hectárea	44
5.4. Crecimiento Neto de láminas por hectárea	45
6. Discusión	47
6.1. Estructura de la pastura	47
6.1.1. Densidad de macollos	47
6.1.2. Morfología de los macollos	48
6.2. Estado de la pastura y flujos de tejido foliar por macollo	50
6.2.1. Tasa de elongación de láminas	50
6.2.2. Tasa de senescencia de láminas	52
6.2.3. Tasa de elongación neta de láminas	55
6.3. Estado de la pastura y flujos de tejido foliar por hectárea	57
6.4. Conclusiones	61
7. Bibliografía	63

INDICE DE CUADROS

<p>Cuadro N°1 Temperatura Media y Media histórica (°C) y precipitación total y total histórica (mm) en cada período evaluado</p>	17
<p>Cuadro N°2 Relación entre IAF y altura (cm) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos P 1 (30/10 al 07/12/00), P 2 (09/10 al 07/11/03) y Ot (17/05 al 27/06/01).</p>	28
<p>Cuadro N°3 Relación entre biomasa de forraje (kgMS.ha⁻¹) y altura (cm) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera 2000 (30/10 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).</p>	29
<p>Cuadro N°4 Altura (cm), IAF, biomasa total (láminas + vainas) (kgMS.ha⁻¹) y biomasa de láminas (kgMS.ha⁻¹) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera 2000 (30/10 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).</p>	33
<p>Cuadro N°5 Densidad, peso de macollos y largo total de láminas verdes en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera 2000 (30/10 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).</p>	37
<p>Cuadro N° 6. Tasa de elongación de láminas por macollo (TEL) (mm.macollo⁻¹.día⁻¹) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).</p>	39
<p>Cuadro N° 7 Relación tasa de elongación de láminas por macollo (TEL) (mm.macollo⁻¹.día⁻¹) y temperatura media diaria del aire (T, °C), en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).</p>	40
<p>Cuadro N° 8 Relación tasa de elongación de láminas por macollo (TEL) (mm.macollo⁻¹.día⁻¹) y el largo total de láminas por macollo (LTL, mm) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).</p>	40

Cuadro Nº 9

Tasa de crecimiento de láminas por hectárea (TCha) ($\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).

41

Cuadro Nº 10

Relación entre la tasa de crecimiento de láminas por hectárea (TCha, $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) con la tasa de crecimiento por macollo (TCm, $\text{mg}\cdot\text{macollo}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) y la densidad de macollos (Demac, número. m^{-2}) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).

42

Cuadro Nº 11.

Tasa de senescencia de láminas por macollo (TSm) ($\text{mm}\cdot\text{macollo}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).

43

Cuadro Nº 12

Relación entre la tasa de senescencia por macollo (TSm, $\text{mm}\cdot\text{macollo}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) y la biomasa de láminas (Biom Lam, $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).

44

Cuadro Nº 13.

Tasa de Senescencia de láminas por hectárea (TSha) ($\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).

45

Cuadro Nº 14.

Crecimiento neto de láminas por hectárea (TCNha)($\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).

46

Cuadro Nº 15

Relación entre la tasa de senescencia de láminas por macollo (TSm, $\text{mm}\cdot\text{macollo}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) y la altura de la cubierta (cm) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).

53

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Relación entre IAF y altura (cm), y Tasa de Crecimiento, Senescencia y crecimiento Neto (todas en kgMS.ha ⁻¹ .día ⁻¹) en pastoreo continuo de ovinos en raigras perenne (Bircham y Hodgson, 1983).	7
Figura 2. Balance en el flujo de tejido a través del tiempo (Agnusdei, 1999).	8
Figura 3. Relación entre variables morfogenéticas y características estructurales de la pastura (Lemaire y Chapman, 1996).	10
Figura 4. Eficiencia de utilización del forraje en pastoreo continuo (Mazzanti and Lemaire, 1994).	14
Figura 5 Evolución de temperatura media diaria (°C) y precipitación (mm) en el período: a) Primavera 2000, b) Primavera 2003 y c) Otoño 2001.	18
Figura 6 Dispositivo utilizado para medir altura de la pastura (Bircham, 1981).	19
Figura 7 Dispositivo utilizado para marcar los macollos.	21
Figura 8 Medición del largo de lámina . If 1: largo de lámina en crecimiento . If 2: largo de lámina totalmente expandida If 3: largo de lámina senescente.	21
Figura 9 Evolución de la altura (cm) en pasturas de “agropiro alargado” pastoreadas bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera 2000 (30/10 al 7/12/00), b) Primavera 2003 (09/10 al 7/11/03) y c) Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).	25
Figura 10 Evolución de la Carga animal (animales.ha ⁻¹) en pasturas de “agropiro alargado” pastoreadas bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera 2000 (30/10 al 7/12/00), b) Primavera 2003 (09/10 al 7/11/03) y c) Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).	27
Figura 11 Evolución del IAF en pasturas de “agropiro alargado” pastoreadas bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera 2000 (30/10 al 7/12/00) y b) Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).	30

- Figura 12**
Evolución de la biomasa ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” pastoreadas bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera 2000 (30/10 al 07/12/00), b) Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y c) Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01). 32
- Figura 13**
Relación Largo Total de lámina verde ($\text{mm}\cdot\text{macollo}^{-1}$) y Biomasa de láminas ($\text{kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}$) en agropiro alargado bajo pastoreo continuo de vacunos en Primavera 2000/“subperíodo -húmedo”, Primavera 2000/“subperíodo -seco”, Primavera/2003 y Otoño/2001. 38
- Figura 14**
Relación peso máximo/ peso mínimo por macollo con el cociente biomasa máxima/biomasa mínima entre festuca alta (Cordero, 1996), raigras perenne (Grant et al, 1983; Binnie and Chestnutt, 1994) y agropiro alargado. 49
- Figura 15**
Relación entre Flujos de tejido (crecimiento y senescencia) y la variación porcentual del Crecimiento neto en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos, durante los períodos experimentales a) Primavera 2000/“subperíodo-húmedo”, b) Primavera 2000/“subperíodo-seco”, c) Primavera/2003 y c) Otoño/2001. 56
- Figura 16:**
Relación entre Biomasa de láminas ($\text{kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}$) y la Tasa de Crecimiento, senescencia y Crecimiento Neto de láminas por superficie ($\text{kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera 2000/“subperíodo-húmedo”, b) Primavera 2000/“subperíodo-seco”, c) Primavera/2003 y d) Otoño/2001. 58

RESUMEN

Trabajos en la bibliografía sobre raigrás perenne (*Lolium perenne*) demuestran la influencia del índice de área foliar (IAF) sobre las dinámicas y magnitud de los flujos de tejido y consumo de forraje. La escasa sensibilidad de la producción neta de forraje es explicada por compensaciones entre tamaño y densidad de macollos. Este estudio aplica fundamentos conceptuales y biológicos para gramíneas templadas como raigrás perenne, y en menor grado para festuca alta (*Festuca arundinacea*), con la finalidad de adaptar y/o desarrollar estrategias de manejo aplicables a “agropiro alargado” (*Thinopyrum ponticum*), en distintas condiciones ambientales. En este trabajo se hipotetizó que el incremento del IAF se asociará con un aumento en las tasas de crecimiento y senescencia por macollo y por unidad de superficie; que las respuestas por unidad de superficie estarán asociadas en forma negativa con densidad de macollos y en forma positiva con tamaño de los mismos; el efecto del incremento del IAF sobre la tasa de senescencia de la pastura será mayor en otoño respecto de la primavera; la adaptación estructural será limitada, lo que se traducirá en poca estabilidad del crecimiento neto frente a cambios en el estado de la cubierta y que el rango de estados en los que es posible maximizar el crecimiento neto variará entre estaciones. Para ello se utilizó una pastura de “agropiro alargado” fertilizada con una dosis anual de 20 kg P.ha⁻¹ y dos dosis de 50 kg. N.ha⁻¹ aplicados en otoño y salida del invierno. Se analizó información de tres períodos: 31/10/00 al 12/12/00 – Primavera/2000 - ; 15/05/01 al 28/06/01- Otoño/2001 - y 15/10 al 07/11/2003 – Primavera/2003. En Primavera/2000 por ocurrir escasa precipitación, se subdividió en Primavera 2000/“subperíodo-húmedo” (31/10 – 14/11) y Primavera 2000/ “subperíodo-seco” (14/11- 07/12/2000). Los tratamientos fueron tres niveles contrastantes de altura: AA (alta altura): 12,2; 12,4 y 10,6; MA (media altura) 10,7 y 7,7 y BA (baja altura) 8,2; 9,4 y 6,1 para los períodos Primavera/2000, Primavera/2003 y Otoño/2001, respectivamente. Los tratamientos se mantuvieron estables mediante pastoreo continuo de vacunos. Por repetición se marcaron 70 macollos en Primavera/2000 y 49 en Primavera/2003 y Otoño/2001, registrándose bisemanalmente: longitud de lamina verde en cada categoría de edad foliar. Se realizaron muestreos al inicio y final de cada período para determinar: densidad de macollos, biomasa de forraje e IAF. Se estimó tasas de elongación y senescencia de láminas por macollo (mm.macollo⁻¹.día⁻¹), las que fueron expresadas en términos de peso (mg.macollo⁻¹.día⁻¹). Se estimó tasas de crecimiento y senescencia de láminas por unidad de superficie (kg MS.ha⁻¹.día⁻¹) (producto del crecimiento por macollo y densidad). El diseño experimental fue completamente aleatorizado con dos repeticiones. Los datos se analizaron mediante ANVA. Las comparaciones de medias se realizaron por test de Duncan (p<0,05). No se observó una disminución de la densidad de macollos con el aumento del estado de las pasturas. Por ende, el efecto positivo de dicho aumento sobre las tasas de crecimiento y senescencia por unidad de superficie estuvo determinado casi exclusivamente por un incremento en el tamaño de los macollos. El incremento del estado de las pasturas se asoció con un aumento numérico en las tasas de elongación y de senescencia de láminas por macollo en primavera y otoño. El efecto positivo del incremento en el estado de las pasturas sobre las tasas de crecimiento y senescencia de láminas por unidad de superficie fue adecuadamente descrito por las funciones matemáticas propuestas originalmente para pasturas de raigrás perenne. No pudo verificarse que el efecto positivo del incremento del estado sobre la tasa de senescencia de la pastura fuera de mayor magnitud en otoño respecto de la primavera. En cambio, en esta estación, en comparación con ambas primaveras, la proporción de tejido de láminas que siguió la vía de la senescencia respecto del crecimiento fue mayor. Bajo las condiciones de la presente experiencia “agropiro alargado” mostró baja plasticidad morfológica en términos de tamaño y crecimiento por macollo

y de densidad poblacional frente a variaciones en el estado de las pasturas. En Otoño/2001 las tasas de crecimiento neto de láminas por unidad de superficie no se mantuvieron estables en el rango de estados evaluado, con una caída con el incremento de los mismos. La alta sensibilidad en la tasa de crecimiento neto observada en “agropiro alargado” es equivalente a la encontrada en cebadilla criolla por otros autores. Se propone que los altos niveles de senescencia en comparación con las tasas de crecimiento corriente reflejan un desacople entre ambos flujos de tejido. Mientras en Primavera/2003 la tasa de crecimiento neto también cayó con el incremento del estado de las pasturas, en Primavera/2000 el mismo mostró una marcada estabilidad entre tratamientos. En concordancia con otros estudios realizados en condiciones climáticas no estables (como la transición entre estaciones), los resultados muestran que la dinámica de tejido foliar está altamente asociada a las condiciones estacionales de crecimiento por macollo.

Palabras claves: agropiro alargado, estado estable, flujo de tejidos, pastoreo continuo

ABSTRACT

INFLUENCE OF STATE OF PASTURE ON TISSUE FLOWS IN TALL WHEATGRASS UNDER CONTINUOUS GRAZING BY CATTLE

Works presented in the bibliography on *L. perenne* demonstrate the influence of the leaf area index (LAI) on the dynamics and magnitude of leaf flows: growths, senescence and consumption. The low sensitivity of the net forage production is explained by compensations between size and tillers density. This study applies conceptual and biological foundations available for some template grasses like *L. perenne*, mainly, and in smaller degree for *F. arundinacea*, with the purpose of adapting and/or of developing handling strategies applicable to "tall wheatgrass" (*Thinopyrum ponticum*), in different environmental conditions. The hypothesis of this work were: - LAI increase will be associated with increments in the rates of growth and senescence per tiller and per unit area; - Response per unit area will be negatively associated with the tillers density and positively with tillers size; -the effect of the LAI increase on the rate of senescence will be greater in autumn than in spring; -the structural adaptation (size and growth per tiller and tiller density) will be limited, and hence, lamina net growth rate will show unstable behaviour, - the range of sward in which it is possible to maximize the net growth will vary between seasons. The experiment was carried out in an old healthy tall wheatgrass pasture established in a typical natraquol soil. An annual dressing of 20 kg P.ha⁻¹ and two dressings of 50 kg N.ha⁻¹ were supplied in autumn and the end of the winter. Three experimental periods were performed: 31/10/00 to the 12/12/00 – Spring/2000 -; 15/05/01 to 28/06/01- Autumn/2001 - and 15/10 to the 07/11/2003 – Spring/2003. In Spring/2000, was subdivided in Spring 2000/"humid-subperiod"; (31/10 – 14/11) and Spring 2000/"dry-subperiod" (14/11- 07/12/2000). The treatments were three sward surface heights (cm): AA (high height): 12,2; 12,4 and 10,6; MA (medium height) 10.7 and 7.7 and BA (low height) 8,2; 9,4 and 6.1 for the periods Spring/2000, Spring/2003 and Autumn/2001, respectively, maintained relatively stable by continuously grazing cattle ("Put and Take"). 70 tillers were permanently marked in Spring/2000 and 49 in Spring/2003 and Autumn/2001. The length of green laminate was measure twice a week in each leaf category. Samplings at the beginning and end of every experimental period were made to determine tillers density, herbage biomass and LAI. Rates of elongation and senescence of lamina per tillers (mm. tillers⁻¹.day⁻¹)(mg. tillers⁻¹.day⁻¹). Rates of lamina flow per unit area (kg MS.ha⁻¹.day⁻¹) were estimated (product of tiller growth and tiller density). The experimental design was completely randomised with two replicates. The data were analysed by an ANVA. The averages were compared by the Duncan's test (p<0,05). Lineal and quadratic functions were adjusted for tissue flows dynamics. A decrease of tillers density was not observed with the increase of the state of the pastures. The positive effect of this increase on the rates of growth and senescence for surface unit was certain almost exclusively for an increment in the size of tillers. The increment of the state of pastures associated with a numeric increase in the elongation rates and of senescence of sheets for tillers in spring and autumn. The positive effect of the increment in the state of the pastures on the growth and senescence rates of sheets for surface unit was appropriately describe for the mathematical functions proposals for *L. perenne*. No it could be verified that the positive effect of the increment of the state on the rate of senescence of the pasture outside of more magnitude in autumn regarding the spring .In change, in autumn, in comparison with both springs, the proportion of sheets that followed the road of the senescence regarding the growth was bigger. Under the conditions of the present experience "tall wheatgrass" it showed low plasticity in size terms and growth for tiller and tiller density in front of variations in the state of the pastures. The rates of net growth of sheets for surface unit in Autumn/2001 and Spring/2003 didn't stay stable in the evaluated range of states, with a fall with the increment of the same ones, proposing that

the high senescence levels in comparison with the rates of average growth are indicative of a disconnect between both tissue flows due to climatic variations in these periods. Contrarily, in Spring/2000 the rate of net growth showed a marked stability among treatments, this tendency was not associated to compensations between size and tillers density, reflecting a high nutrient assignment may be to the fraction sheaths in detriment of the rate of elongation of sheets for tillers.

Keywords: tall wheatgrass, steady state, tissue flow, continuous

1. INTRODUCCION

El dilema básico de la producción y utilización de pasturas consiste en optimizar la captura de energía por la pastura y la proporción del forraje producido que es consumido por los animales. Si bien la resolución de dilema señalado está lejos de poder generalizarse, los estudios desarrollados sobre la fisiología (Robson et al., 1988; Davies, 1988), los flujos de tejido (Arosteguy, 1982; Bircham y Hodgson, 1983; Grant et al., 1983) y el intercambio de C (Vickery, 1972 ; Parsons et al., 1983 ; King et al., 1984 ; Lantinga, 1985) de “raigrás perenne” (*Lolium perenne* L.) permitieron establecer los fundamentos biológicos actuales sobre los que se basa el manejo eficiente de pasturas templadas.

Los estudios mencionados fueron realizados en condiciones no limitantes de nutrición mineral e hídrica y han permitido concluir respecto de la influencia preponderante del índice de área foliar (IAF) sobre la dinámica y magnitud de los flujos de producción, senescencia y consumo de forraje en condiciones de pastoreo. La escasa sensibilidad de la producción neta de forraje demostrada en los estudios de “raigrás perenne” bajo pastoreo se explica, en gran medida, a partir de compensaciones entre el tamaño y la densidad de macollos dentro de una gama amplia de estados de las pasturas (Hodgson et Wade, 1978). Binnie y Chestnut (1994) desarrollaron un interesante trabajo para extender y complementar los estudios de Bircham y Hodgson (1983) y Grant *et al.* (1983) sobre pasturas de “raigrás perenne” a otras condiciones edafo-climáticas. Durante el estado vegetativo los resultados confirmaron la relativa estabilidad de la tasa de crecimiento neto dentro de un rango amplio de estados de las pasturas. Cuando hubo aparición de tallos, sin embargo, los autores encontraron que las tasas de crecimiento neto se incrementaron en todo el rango de estados evaluado.

En la última década se han realizado algunos esfuerzos de investigación para investigar la adaptación de diversas especies forrajeras al manejo del pastoreo. Xia *et al.* (1994) mostraron, por ejemplo, la limitada compensación denso/dependiente de las pasturas de “cebadilla criolla” (*Bromus willdenowii* Kunth cv. Grassland Matua) en respuesta a la severidad del pastoreo. También se dispone de cierta información sobre flujos de tejido foliar y estructura de las pasturas para “festuca alta” bajo pastoreo continuo (*Festuca arundinacea* Schreb.) (Mazzanti *et al.*, 1994; Cordero, 1996; Assuero, 1998). “Agropiro alargado” (*Thynopirum ponticum* (Podp.) Barkw. & Dewey), es una de las

principales especies en pasturas de suelos alcalinos y salinos de la Argentina y de otros países, como por ejemplo Australia. De acuerdo con nuestro conocimiento, la información disponible sobre su adaptación al pastoreo se restringe a un estudio comparativo entre pastoreo continuo y rotativo realizado en el SE bonaerense (Bertín *et al.*, 1987) y a otro sobre producción de forraje y persistencia en ambientes con sequías prolongadas en EEUU (Malinowski *et al.*, 2003). Al igual que en el caso de “festuca alta”, las densidades de macollos resultaron marcadamente menores que las observadas en “raigrás perenne” y, a su vez, el grado de plasticidad en respuesta al manejo del pastoreo resultó menos evidente.

La adaptación de las especies al pastoreo, entonces, influye centralmente sobre las variaciones en el crecimiento neto de las pasturas o sea, sobre el balance entre producción y pérdida de forraje. Este balance es, de hecho, el principal factor a controlar en sistemas intensificados de utilización de pasturas bajo pastoreo. Mazzanti y Lemaire (1994) han sugerido que la proporción de tejido foliar que escapa al pastoreo se asocia con el número máximo de defoliaciones que una hoja puede sufrir a lo largo de su vida, parámetro que puede estimarse como el cociente entre la vida media foliar y el intervalo promedio entre dos defoliaciones sucesivas y por ende, a la carga animal. Ello es debido a que en las gramíneas forrajeras la duración de vida de las hojas es limitada y, aún bajo condiciones de pastoreo intenso, una importante proporción de los tejidos foliares producidos es susceptible de seguir la vía de la senescencia antes de ser alcanzados por la defoliación. Considerando que la vida media foliar es una característica genotípica que presenta variaciones importantes entre las especies forrajeras (Lemaire y Chapman, 1996; Agnusdei y Assuero, 2004), el modelo mencionado sugiere, adicionalmente, que no existiría una relación general entre carga animal y eficiencia de utilización entre especies con dinámica de recambio foliar contrastante (Lemaire y Agnusdei, 2000).

El análisis previo no implica que los principios básicos que definen la dinámica de los flujos de tejido difieran entre especies. Sin embargo, es poco probable que las relaciones entre flujos y estado de las pasturas (altura, biomasa, IAF) resulten adecuadas entre diferentes especies. Por otra parte, tal como lo demostraron Lemaire y Agnusdei (2000), bajo condiciones climáticas fluctuantes y, por ende, en las cuales los flujos de crecimiento y senescencia no estén estrictamente acoplados, las relaciones entre flujos de tejido foliar y estado de las pasturas no podrán ser directamente interpretadas a partir del modelo desarrollado por Bircham y Hodgson (1983) para “raigrás perenne”. Los

aspectos señalados refuerzan la necesidad planteada inicialmente por Hodgson (1985) de obtener información equivalente para especies de morfofisiología contrastante y para condiciones climáticas en que las tasas de crecimiento y senescencia no estén altamente acopladas.

Para progresar en tal sentido, en la presente tesis se aplicaron fundamentos conceptuales y biológicos disponibles para “raigrás perenne” y, en menor grado, para “festuca alta”, como marco para el estudio de tipos forrajeros alternativos. El objetivo general del trabajo fue analizar el efecto de variaciones en el estado de la pastura sobre los flujos de tejido foliar en pasturas de “agropiro alargado” durante primavera y otoño. El trabajo forma parte de una serie de estudios que incluyeron a “festuca alta” (Cordero, 1996; Assuero, 1998) y a diversas especies nativas de los pastizales naturales (Pueyo, 1996; Rodríguez Palma, 1998; Agnusdei, 1999) desarrollados con la finalidad de extender los conocimientos disponibles sobre adaptación y manejo del pastoreo en “raigrás perenne” a otros tipos forrajeros y condiciones climáticas.

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1. Flujos de Tejido Foliar en Pasturas Bajo Pastoreo

Entre la década del '60 y hasta principios de los '80 la investigación en pasturas puso particular énfasis en el entendimiento de la importancia de la interrelación planta – animal en los sistemas de pastoreo sobre la base de la influencia de la carga animal (Mc Meekan, 1960). Posteriormente Hodgson (1985) plantea que el uso de esta variable no puede ser considerado como determinante primario de la producción de forraje o de la performance animal y que dichas respuestas están directamente asociadas a las variables que definen el estado de las pasturas, o sea el IAF y sus variables correlacionadas, altura y biomasa de forraje.

Las bases de nuestro conocimiento actual sobre la dinámica de los flujos de materia orgánica en pasturas bajo pastoreo fueron planteados simultáneamente por Hodgson *et al* (1981) y Parsons *et al* (1983) y se basan en estudios analíticos del recambio de tejidos o del intercambio de carbono, respectivamente, desarrollados en pasturas dominadas por raigrás perenne bajo condiciones agronómicas apropiadas para el crecimiento y con un adecuado control del estado de las cubiertas. Una combinación de técnicas utilizadas en fisiología de las plantas y en estudios de producción animal proveyeron el entendimiento de las bases fisiológicas de producción bajo pastoreo continuo. (Parsons *et al* 1983).

Hodgson *et al.* (1981) definen a las cubiertas vegetales como sistemas dinámicos donde los flujos de crecimiento bruto (CB), senescencia (S) y descomposición (D) de tejido se produce en forma simultanea y continua. El balance entre esos flujos se denomina Acumulación Neta de Forraje (ANF) (ecuación 1). En el caso de pasturas pastoreadas se debe tener en cuenta, además, el Consumo Animal (C) (ecuación 2).

$$ANF= CB - D \quad (1)$$

$$ANF= CB - (D + C) \quad (2)$$

Cuando el estado de las pasturas es mantenido relativamente estable, o sea que no existe ni acumulación ni pérdida de biomasa de forraje ($ANF = 0$), la Producción Neta de Forraje (PNF) queda definida por la diferencia entre el CB y la Senescencia (S) (ecuación 3), que es la tasa a la cual el tejido vivo pasa a integrar el pool de material muerto, siendo una alternativa para la medición de la descomposición ya que la misma es dificultosa de medir.

$$PNF = CB - (S + C) \quad (3)$$

En estos términos, el CB representa el potencial de producción y S y D pueden ser considerados mediciones de ineficiencia del proceso de cosecha.

2.2. Características estructurales de las Pasturas que afectan los flujos de tejido foliar

Los conceptos presentados en el punto previo fueron demostrados en el estudio de Bircham y Hodgson (1983), realizado sobre pasturas dominadas por raigras perenne en condiciones aproximadamente no limitantes de nutrición mineral e hídrica y bajo pastoreo continuo de ovejas. El resultado más sobresaliente consistió en que la Producción Neta de Forraje (PNF) se mantuvo aproximadamente estable dentro de un rango de IAF de alrededor de 2 a 4 (Figura 1). Los niveles de altura y biomasa de las pasturas del rango señalado fueron de aproximadamente 3 a 8 cm y 1000 a 2000 kg MS.ha⁻¹. Esta meseta en el incremento neto de forraje dentro de un rango amplio de estados de la pastura refleja, primariamente, el balance entre incrementos decrecientes del CB y aumentos lineales en la S. Estudios más recientes en pasturas de Raigras perenne indican que bajo las condiciones ecológicas de Nueva Zelanda la biomasa óptima de forraje que permite maximizar la PNF es del orden de los 2500-3000 kgMS.ha⁻¹ (Matthew *et al*, 1995), la cual es significativamente superior respecto de las condiciones del Reino Unido previamente señaladas. Según los autores, las diferencias entre ambas situaciones podrían ser explicadas por variaciones observadas en los componentes del IAF, principalmente, la menor densidad de macollos alcanzada en las pasturas neocelandesas.

Trabajos realizados por King *et al* (1979) y por Parsons (1983) demuestran que la Fotosíntesis Neta en pasturas dominadas por raigras perenne bajo pastoreo continuo presenta altos valores aún a bajos niveles de IAF. Esta respuesta de las pasturas intensamente pastoreadas se atribuye, principalmente a los altos niveles de irradiación sobre la base de las pasturas defoliadas y al incremento de la proporción de tejido joven con respecto a tejido viejo, lo cual incrementa la eficiencia fotosintética por unidad de tejido foliar (Woledge, 1977). Además de estos aspectos, las pasturas intensamente pastoreadas sufren modificaciones en su arquitectura que favorecen una alta captura lumínica aún a bajos IAF's, con valores estimados de aproximadamente 80 % de intercepción de la radiación incidente para un nivel de IAF de alrededor 2 en el caso de "raigras perenne" (Hodgson *et al.*, 1981).

Si bien es claro que el IAF es el principal factor que determina el crecimiento de las pasturas a través de su efecto directo sobre la asimilación de C, la producción de forraje también es influenciada por la variación en el número y actividad de los sitios de crecimiento (Wade 1979).

Se ha demostrado que la estabilidad en las tasas de crecimiento y ANF se asocia con cambios compensatorios entre tamaño y densidad de macollos (Hodgson y Wade 1978) los cuales, a su vez, impactan en la dinámica de crecimiento y de recambio de tejido foliar de los macollos individuales (Bircham y Hodgson 1983).

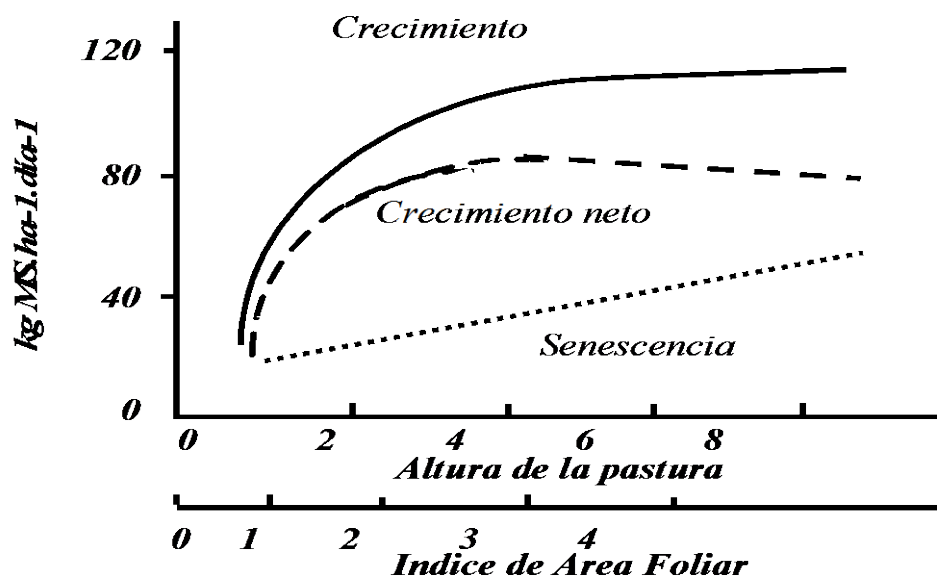


Figura 1. Relación entre IAF y altura (cm), y Tasa de Crecimiento, Senescencia y crecimiento Neto (todas en $\text{kgMS} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) en pastoreo continuo de ovinos en raigras perenne (Bircham y Hodgson, 1983)

La amplia plasticidad fenotípica de Raigras perenne en estado vegetativo, la cual también fue probada durante todo su ciclo de vida (Brock and Fletcher, 1993), no fue observada en otras gramíneas forrajeras que difieren en cuanto a morfología y características de crecimiento (Xia *et al*, 1994 ; Tallwin *et al*, 1995 Cordero, 1996). Sin embargo, el hecho de que las especies puedan diferir en su adaptación al manejo no significa que los principios básicos de la dinámica de crecimiento no operen para una gama amplia de genotipos y aún en pasturas multiespecíficas. Por ejemplo, la información obtenida en pasturas de festuca alta (Mazzanti and Lemaire, 1994) y en diversos tipos de pastizales naturales, tanto templados (Pueyo, 1996, Lemaire y Agnusdei, 2000) como subtropicales (Fagundes *et al*. 1999) muestran que el crecimiento de forraje y la senescencia responden en forma similar al de raigrás perenne, a las variaciones del IAF, esto a pesar de que las diferencias morfogénicas que existen entre las especies consideradas son marcadas (Lemaire, 1988; Labreveux, 1998).

Sin embargo, es poco probable que las relaciones en términos absolutos, entre flujos y estado de las pasturas resulten adecuadas entre diferentes especies o que las mismas se mantengan bajo condiciones climáticas y ecológicas variables. En particular, cuando las fluctuaciones climáticas determinan desacoples entre los flujos de crecimiento

y senescencia, las relaciones entre flujos de tejido foliar y estado de las pasturas no podrán ser directamente interpretadas a partir del modelo presentado en la figura 1, ya que esto es solo estrictamente observado bajo un ambiente (temperatura y radiación) constante. Este aspecto fue analizado a partir del estudio detallado y de la modelización del crecimiento de diferentes gramíneas nativas que integran las comunidades naturales de la Pampa Húmeda argentina (Agnusdei, 1999). La figura 2 muestra esquemáticamente los desajustes temporales esperables entre las tasas de crecimiento y senescencia en condiciones de clima fluctuante. Los lapsos de balance positivo y negativo pueden asociarse, respectivamente, al período entre la salida del invierno y el comienzo de la primavera y entre la salida del verano y el comienzo del otoño. Esto es debido a que porciones de tejido foliar que mueren diariamente corresponden a porciones de tejido producido anteriormente y ante disminuciones de temperatura en el otoño, las porciones de tejido foliar que senescen cada día son mayores con respecto a aquellas corrientemente producidas, conduciendo así a balances negativos, ocurriendo lo contrario en el período primaveral ante aumentos de la temperatura, existiendo un balance positivo de los flujos.

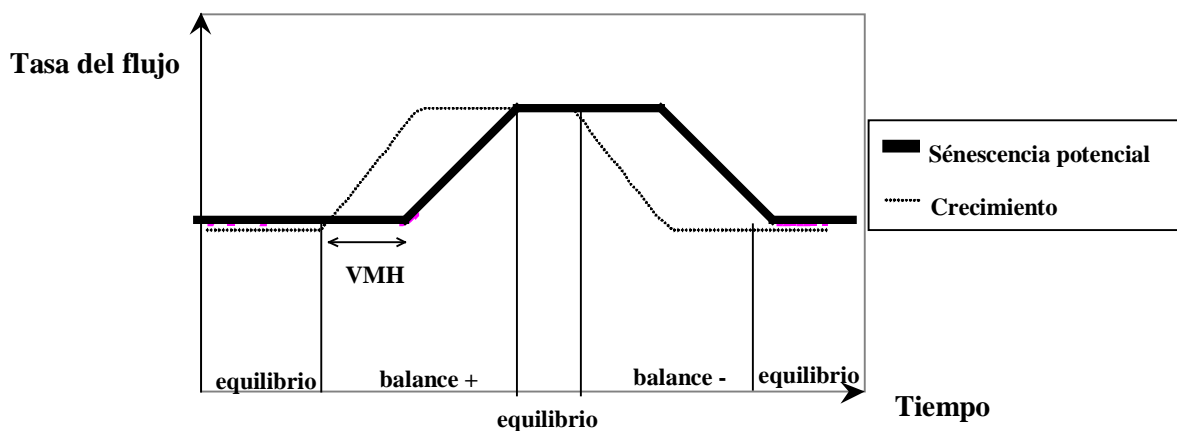


Figura 2 Balance en el flujo de tejido a través del tiempo (Agnusdei, 1999)

2.3. Mecanismos Determinantes de los Flujos de Tejido Foliar en Pasturas

2.3.1. Morfogénesis Foliar

Es largamente reconocida la importancia de comprender el proceso de crecimiento en relación a las tasas de generación y expansión de órganos individuales, denominado morfogénesis (Evans, 1964 ; Anslow, 1966).

Sin embargo, este enfoque mecanístico fue incorporado a la investigación de pasturas recién en la década del '80 (Hodgson *et al* 1981) con el objetivo de explicar los cambios netos en la producción de forraje a partir de estimaciones independientes de los incrementos brutos y de las pérdidas por senescencia.

Lemaire and Chapman (1996) proponen un esquema conceptual que describe la forma en que las características morfogenéticas de las plantas interactúan para determinar las principales características estructurales de las pasturas que definen el área foliar por macollo y el IAF de una cubierta vegetal y con ello la capacidad de captar energía para fotosíntesis y mantener funciones de crecimiento. (Fig.3). Este esquema revaloriza el modelo originalmente presentado por Davies (1988) y ofrece un marco relativamente simple para analizar los flujos de tejido de MO de las pasturas integrando el desarrollo del IAF y de la intercepción de la luz, o sea los procesos de aparición y elongación de hojas (TAH y TEH) y la vida media foliar (VMF), con los componentes estructurales básicos que conforman el IAF de una cubierta: largo y número de hojas por macollo y densidad de los mismos (LF, NH, DM).

En las gramíneas templadas la *tasa de aparición de hojas* (TAH) se define como el intervalo de aparición de dos hojas sucesivas. La TAH responde en forma directa al incremento de la temperatura y es poco influenciada por el nivel de nutrición nitrogenada (Anslow, 1966; Lattanzi *et al*, 1997; Lemaire and Chapman, 1996)

LA TAH juega un papel principal en la morfogénesis de las pasturas ya que influye sobre todos los componentes estructurales de la cubierta. Las relaciones que subyacen entre dicha variable morfogenética y la estructura de las pasturas está implícita en el esquema presentado en la figura 3 y son las siguientes:

$$LF = TEF / TAH$$

$$NH = VMF * TAH$$

La relación directa entre DM y TAH propuesto por Lemaire y Chapman (1996) se sustenta en que con la formación de cada yema foliar conlleva también el desarrollo de una yema de macollo (Davies, 1988).

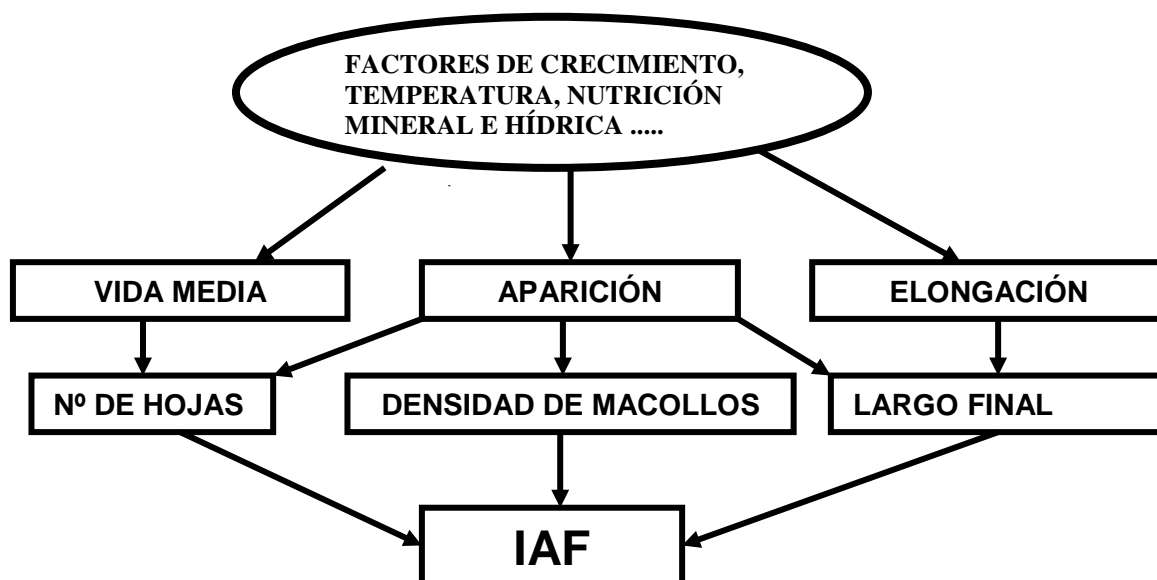


Figura 3. Relación entre variables morfogénéticas y características estructurales de la pastura (Lemaire y Chapman, 1996)

La *tasa de elongación foliar* también responde en forma directa con el incremento de la temperatura (Peacock 1975), siendo esta respuesta más rápida durante la transición de crecimiento vegetativo a reproductivo que ocurre durante la primavera que en estados vegetativos durante otoño y verano (Parsons y Robson, 1980; Gastal *et al* 1992). La tasa de elongación foliar es sensiblemente afectada por el estado nutricional de las plantas, particularmente el nitrogenado y el fosfatado, con incrementos que pueden más que duplicarse entre situaciones de déficit en comparación con situaciones no restringidas, tanto bajo corte (Gastal *et al.*, 1992) como bajo pastoreo (Mazzanti *et al.*, 1994; Rodríguez Palma, 1998).

La diferencia en la *vida media foliar* entre genotipos determinará, en principio, su capacidad de acumular biomasa o techo de rendimiento y, a su vez, la proporción y cantidad de producción bruta de forraje que puede ser cosechada bajo un régimen determinado de defoliación.

En condiciones climáticas y fenológicas estables, la VMF es afectada por la temperatura de un modo similar al que lo es la TAH, lo cual implica que bajo tales circunstancias el número máximo de hojas por macollo será relativamente fijo para un genotipo determinado (Davies, 1988; Lemaire, 1988). Sin embargo bajo condiciones normales de campo, donde la estabilidad esta lejos de ser la regla, es de esperar que ocurran importantes fluctuaciones en dicho carácter. En relación con este tipo de variaciones, se ha señalado que sería riesgoso establecer cualquier asociación directa entre las mismas con el flujo de senescencia y que sólo los cambios en la VMF de las especies dominantes de una pastura podrían modificar la longevidad de la biomasa de forraje producida (Parsons, 1994).

En las gramíneas forrajeras, la VMF fue estudiada inicialmente en detalle para el caso de pasturas vegetativas de raigrás perenne. La información fue utilizada como base para parametrizar la proporción de la biomasa de forraje que senesce por unidad de tiempo en modelos de crecimiento de pasturas (Thornley and Johnson, 1990). También se dispone actualmente de estimaciones de la VMF para especies morfológicamente diferentes de raigras perenne, como festuca alta (Lemaire, 1985) y diversas gramíneas de los pastizales pampeanos (Labreveaux, 1998; Agnusdei, 1999).

2.3.2. Dinámica de la Defoliación

El proceso de defoliación constituye un conjunto de eventos individuales que los animales en pastoreo realizan sobre cada uno de los macollos de una pastura y sobre cada una de las hojas a lo largo de su vida. Se trata del proceso básico que determina la tasa de remoción de tejido foliar producido en una pastura y el mismo puede analizarse a partir de sus dos componentes básicos: el intervalo y la severidad de defoliación a nivel de macollos o de hojas individuales. El intervalo de defoliación se define como el lapso de

tiempo promedio entre dos defoliaciones sucesivas. La severidad de defoliación, por su parte, se define como la proporción promedio del largo foliar extraído por macollo o por hoja en una defoliación.

Wade (1991) estudió el *intervalo de defoliación* a nivel de macollo individual en un amplio rango de sistemas de pastoreo, concluyendo que la relación entre frecuencia de defoliación de macollos individuales y la carga es válida tanto para sistemas continuos como rotativos. Dicha relación define, primariamente, el área diaria que es pastoreada de la pastura. La proporción de macollos defoliados a diario proporcionalmente se incrementa con incrementos en la carga (Wade et al 1989). Por tal razón, a pesar de que las pasturas difirieran en el tamaño y densidad de macollos, el intervalo de defoliación por macollo sería independiente de esas variaciones estructurales. Esta respuesta directa a la carga animal fue demostrada en pasturas tan disímiles como las de raigras perenne y festuca alta (Hodgson and Ollerenshaw, 1969; Barthram y Grant, 1984; Mazzanti y Lemaire, 1994). Por otra parte, esto indica que la respuesta plástica entre tamaño y densidad de macollos asociada a manejos contrastantes del IAF no necesariamente afectará el intervalo al cual los macollos individuales son defoliados.

Respecto a la *severidad de defoliación*, la información disponible en la literatura no permite ser concluyente en cuanto a su grado de dependencia con la carga animal. En tal sentido, tanto se han observado variaciones significativas (Hodgson and Ollerenshaw, 1969; Curll and Wilkins, 1982; Pascuet, 2003) como una relativa constancia en los valores medios observados (Mazzanti and Lemaire, 1994; Cordero, 1996; Pueyo, 1996; Rodriguez Palma, 1998).

Sin embargo, todos los estudios muestran que dicha proporción presenta una variación escasa frente a la carga animal en comparación con el intervalo de defoliación.

2.4. Eficiencia de Utilización del Crecimiento de Forraje

En pasturas, el material vegetal producido que no es cosechado por los animales indefectiblemente sigue la vía de la senescencia. De acuerdo con la ecuación 3 (punto 1), la eficiencia de utilización del crecimiento de forraje estará directamente determinada por

la proporción del crecimiento corriente que sea removido por el pastoreo antes de que el mismo comience a senescer.

Teóricamente, extender el intervalo de defoliación más allá de la VMF debería tener un efecto depresivo claro sobre la eficiencia de utilización del crecimiento de forraje y, en tal sentido, la optimización de la eficiencia de utilización dependerá de la VMH y de los factores que influyen la frecuencia de defoliación.

Esta interacción entre los procesos de morfogénesis foliar y de defoliación fue demostrada para festuca alta por Mazzanti and Lemaire 1994. Los autores presentan un esquema que vincula los componentes de ambas dinámicas y que permite interpretar el efecto de modificar el crecimiento de forraje sobre la eficiencia de utilización del forraje a través de modificaciones del IAF de la pastura (Figura 4). El análisis se basa en el impacto de tales modificaciones sobre los componentes de la dinámica de la defoliación de las hojas de los macollos individuales, o sea, el intervalo y la severidad de defoliación.

Respecto al primero de estos componentes, cuando las condiciones ambientales limitan el crecimiento (por ejemplo debido a deficiencias nutricionales o climáticas), la carga animal necesaria para mantener un determinado estado de la pastura será menor que bajo condiciones ambientales favorables. Esto generará, necesariamente, un aumento en el intervalo de defoliación. Igualmente, para una condición ambiental determinada, incrementos en el IAF de la pastura se asociarán con disminuciones proporcionales de la carga animal y, por ende, con un aumento en el intervalo de defoliación.

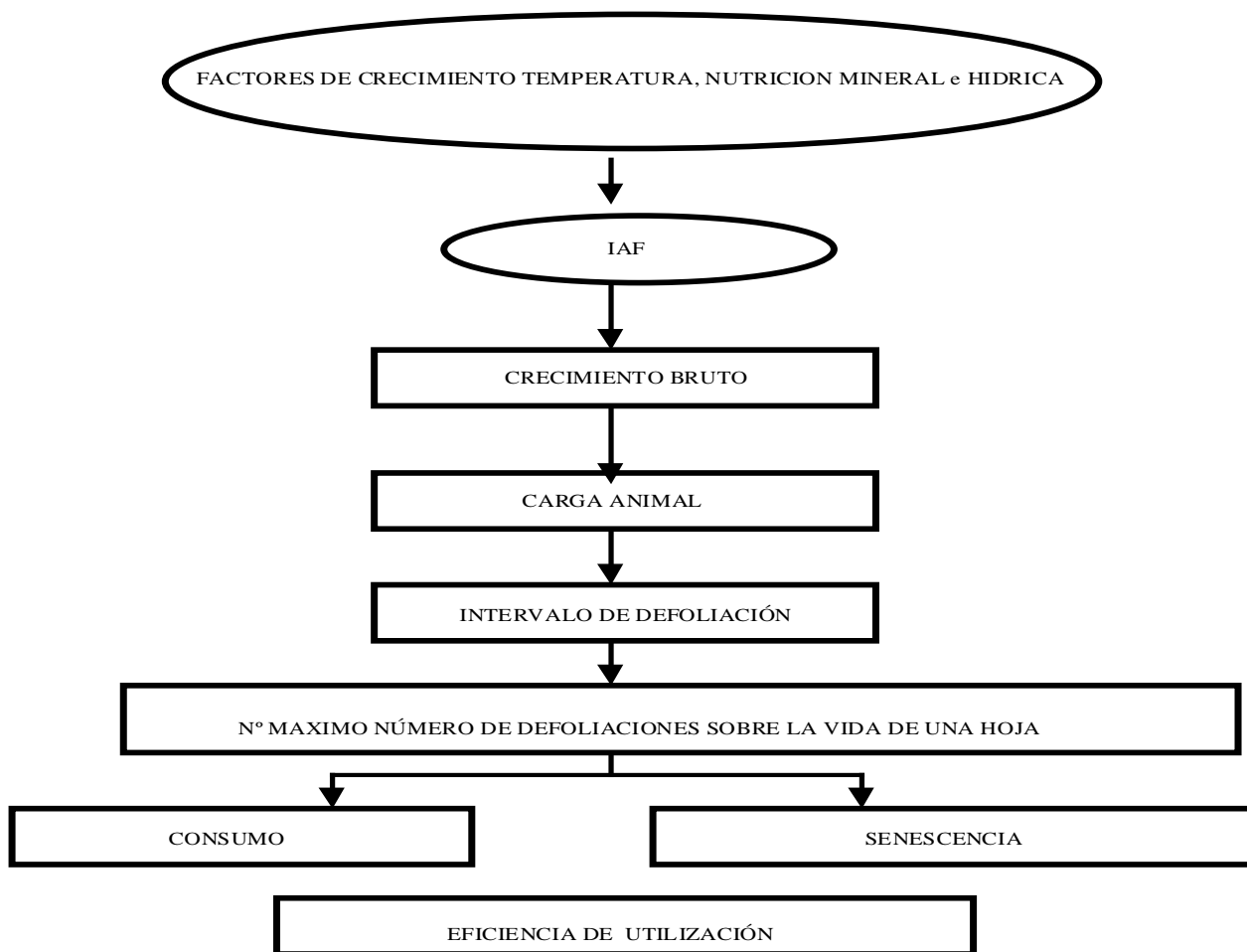


Figura 4. Eficiencia de utilización del forraje en pastoreo continuo (Mazzanti and Lemaire, 1994)

De acuerdo con los planteos precedentes, la proporción de hoja que escapa a la defoliación y que eventualmente senesce dependerá, en alto grado, del número de defoliaciones que puede recibir una hoja individual a lo largo de su vida. En el contexto propuesto, dicho valor será función del cociente entre la VMH y el intervalo de defoliaciones por macollo y, a su vez, de la diferente probabilidad de defoliación de las hojas en la medida que cambian de categoría de edad (crecimiento, adulta, senescente) y, por ende, que varía su posición relativa dentro del canopeo.

2.5. HIPOTESIS

Los principios generales del modelo que asocia el IAF con la dinámica de flujo de tejido foliar usados para raigras perenne, son aplicables a pasturas dominadas por gramíneas con lenta dinámica de recambio de tejido foliar como “agropiro alargado”, pudiéndose verificar las siguientes respuestas:

- el incremento del IAF se asociará con un aumento en las tasas de crecimiento bruto y de senescencia por macollo y por unidad de superficie;
- se observará una adaptación estructural a nivel de tamaño y densidad de macollos; las variaciones de ambos se asociará positiva y negativamente con el aumento del IAF respectivamente;

Sin embargo,

- el efecto positivo del incremento del IAF sobre la tasa de senescencia de la pastura será de mayor magnitud en otoño respecto de la primavera;
- la adaptación estructural que presentará “agropiro alargado” será limitada, hecho que se traducirá en poca estabilidad del crecimiento neto frente a cambios en el estado de la cubierta;
- el rango de estados en los que es posible maximizar el crecimiento neto variará entre estaciones climáticas.

2.6. OBJETIVOS

2.6.1. Generales

- Evaluar si es factible extender el modelo que relaciona la dinámica de flujos de tejido foliar con el estado de la cubierta (IAF y sus variables correlacionadas altura y biomasa de forraje) originalmente propuesto para pasturas de raigras perenne en estado vegetativo (i) a una gramínea de características morfogénicas contrastantes como “agropiro alargado” y (ii) a condiciones climáticas en que los flujos de crecimiento y senescencia no estén estrictamente acoplados.

2.6.2. Específicos

En pasturas dominadas por “agropiro alargado” durante primavera y durante otoño

- mantener estados contrastantes de las pasturas en términos de altura, biomasa de forraje e IAF:
- establecer relaciones de la altura de la pastura con el IAF y la biomasa de forraje en pasturas con estados contrastantes;
- analizar el efecto de la temperatura sobre la relación de las tasas de crecimiento por macollo y por unidad de superficie con el estado de las pasturas;
- analizar el efecto del estado de las pasturas sobre la densidad y peso de los macollos;
- estimar las tasas de crecimiento, senescencia y crecimiento neto de tejido foliar a escala de macollos individuales y de la pastura.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Sitio y Período experimental

El experimento se realizó en el potrero 14 de la Reserva N°7, perteneciente a la Estación Experimental Agropecuaria INTA Balcarce (Latitud 37° 45', Longitud 58° 18'), en el cual domina un complejo de suelos natracuales típicos.

Se utilizó una pastura dominada por “agropiro alargado” (*Tynophrum ponticum*), sembrada en el año 1985, la cuál fue fertilizada cada otoño desde el año 2000 con 20 kg de P.ha-1 (superfosfato triple) y con 100 kg de N.ha-1 (urea) repartidos un 40% en otoño (Marzo) y un 60% a la salida del invierno (Agosto).

Con la finalidad de abarcar distintas estaciones de crecimiento, el experimento se dividió en tres períodos: 31/10 - 7/12/2000 Primavera/2000; desde el 15/05 - 28/06/2001 Otoño/2001 y desde el 15/10 - 7/11/2003 Primavera/2003.

3.2. Condiciones climáticas

Las variables climáticas correspondientes a los tres períodos experimentales fueron tomados en el observatorio meteorológico de la EEA INTA Balcarce.

La temperatura media en cada período fue similar al promedio histórico (1970-1999), y la precipitación en Primavera/2000 fue un 60% inferior, en Otoño/2001 un 38% superior y en Primavera/2003 similar al promedio histórico. (Cuadro N°1) Debido a que Primavera/2000 estuvo afectado por una escasa precipitación (42 mm), el período se dividió en 2 sub-períodos: Primavera2000/”subperíodo-húmedo” desde el 31/10 al 14/11 con una precipitación de 32,6 mm y desde esta fecha hasta el 7/12/2000 Primavera 2000/”subperíodo-seco” con una precipitación de 9,5 mm .

Cuadro N°1 Temperatura Media y Media histórica (°C) y precipitación total y total histórica (mm) en cada período evaluado

Período	Temp. Media	Temp. Media Hist.	Precipitación Total	Precipitación Total Hist
30/10 – 7/12/2000 Primavera/2000	15,4	16,0	42,1	106,7
15/10 – 7/11/2003 Primavera/2003	15,3	14,1	69,2	64,0
15/5 – 28/6/2001 Otoño/2001	10,2	9,0	103,2	74,5

En la figura 5a, 5b y 5c se presenta la temperatura media diaria, la distribución de la precipitación y fechas de inicio y final de cada período experimental.

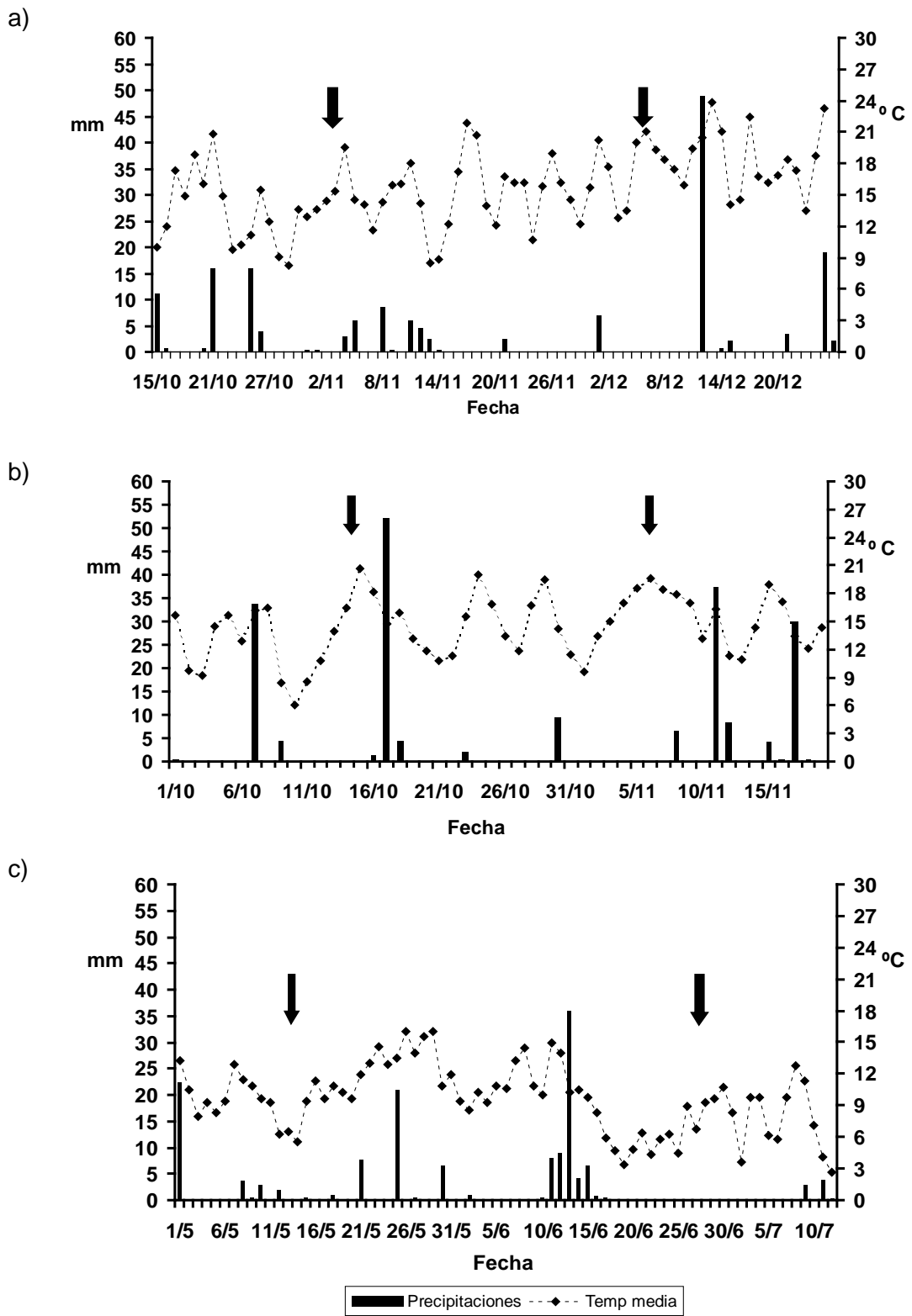


Figura 5 Evolución de temperatura media diaria ($^{\circ}\text{C}$) y precipitación (mm) en el período: a) Primavera/2000, b) Primavera/2003 y c) Otoño/2001. (Las flechas indican comienzo y final del período experimental)

3.3. Tratamientos y diseño experimental

Se utilizó una superficie total de 9 ha para Primavera/2000 y Otoño/2001, y de 6 ha para Primavera/2003.

En Primavera/2000 y Otoño/2001 se establecieron tres tratamientos de altura de las pasturas denominados: alto (AA), medio (MA) y bajo (BA); distribuidos al azar con dos repeticiones. En Primavera/2003 los tratamientos aplicados fueron AA y BA.

3.4. Control de los tratamientos

La conducción del pastoreo estuvo dirigida a mantener en forma relativamente constante distintos estados de las pasturas.

La altura de la pastura fue registrada por medio del dispositivo diseñado por Bircham (1981), el cual consiste en una regla fija graduada cada 0,5 cm, sobre el que se desplaza una ventana acrílica de 1 x 1 cm hasta tocar la primera hoja verde sin disturbar (Fig. 6). Durante los períodos experimentales se realizaron 25 mediciones por parcela, dos veces por semana.

Las fluctuaciones en la altura de la cubierta de cada parcela fueron controladas a través de la inclusión o exclusión de animales (Put and Take). Esta metodología fue realizada en forma individual para cada una de las parcelas.

Las pasturas tuvieron una etapa de control periódico de alturas, previo al inicio de los períodos experimentales de alrededor de dos meses.

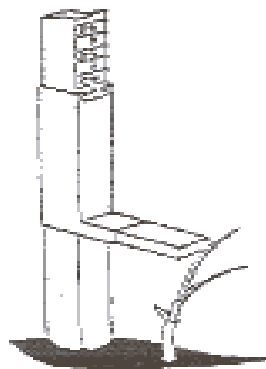


Figura 6 Dispositivo utilizado para medir altura de la pastura (Bircham, 1981)

3.5. Mediciones sobre la pastura

3.5.1. Generales

3.5.1.1. Biomasa de forraje

Al inicio y final de cada período experimental (31/10 y 7/12/2000 en Primavera/2000; 15/05 y 28/06/2001 en Otoño/2001 y 15/10 y 7/11/2003 en Primavera/2003) se realizaron determinaciones de biomasa aérea, mediante marcos de 20 x 50 cm, ubicados al azar y cortados a ras del suelo con una segadora eléctrica manual. El material recolectado fue identificado en bolsas de plástico y en laboratorio se separó manualmente en lámina y vainas de “agropiro alargado”, malezas y material muerto. Cada uno de los componentes identificados se secó en estufa por aire forzado a 60°C hasta peso constante, con el cual se determinó la contribución relativa con respecto a la biomasa total presente en el marco.

Se determinó el número de macollos presente en los marcos destinados a la determinación de biomasa de forraje. El peso de los mismos, se estimó como el cociente entre el peso total de las fracciones de forraje (vainas, láminas) y la densidad de macollos

3.5.1.2. Índice de Area Foliar

Se cortaron al azar muestras de vegetación de tamaño variable en cada parcela, de modo de conformar una muestra compuesta por potrero. En laboratorio se tomó una alícuota que se separó en tejido foliar vivo (láminas y vainas) y material muerto. Con el tejido foliar vivo se determinó el área foliar mediante planímetro electrónico (Licor modelo Li-3100). Cada componente se secó en estufa a 60°C hasta peso constante. Con el peso seco y área foliar se determinó el área foliar específica (AFE) ($\text{cm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$). El Índice de Area Foliar (IAF) se calculó como el producto entre la proporción de láminas de los marcos utilizados en la determinación de biomasa y el AFE.

Al inicio y final de cada período experimental sobre los marcos utilizados en la determinación de biomasa se registraron tres medidas de altura de la cubierta vegetal que se utilizaron para establecer las relaciones entre el IAF y la altura promedio de la canopia, a partir de las cuales se estimó la evolución del IAF para cada uno de los tratamientos en los períodos evaluados

3.5.2. Detalladas

3.5.2.1. Mediciones de flujo de tejido foliar

3.5.2.1.1. Marcación de macollos individuales

En cada período experimental sobre 7 transectas ubicadas al azar por repetición, se marcó un número variable de macollos (70 en Primavera/2000 y 49 en Primavera/2003 y Otoño/2001), distanciados aproximadamente 20 cm entre ellos, los cuales fueron identificados mediante un anillo de color (Fig. 7)



Figura 7 Dispositivo utilizado para marcar los macollos.

3.5.2.1.2. Medición de longitud de láminas

La longitud de lámina se midió en la totalidad de las hojas de cada macollo marcado utilizando una regla metálica (graduada a 1 mm). Se cuantificó, por categoría de edad foliar: - longitud de lámina verde en hojas en crecimiento o totalmente expandidas*; con una frecuencia de 3 a 4 días (Fig. 8).

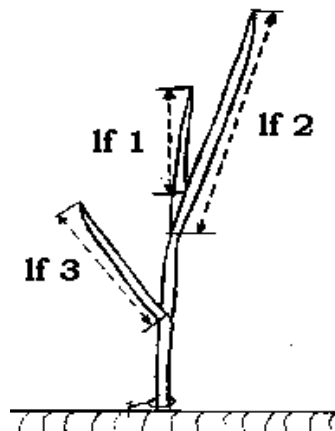


Figura 8 Medición del largo de lámina . **lf 1**: largo de lámina en crecimiento . **lf 2**: largo de lámina totalmente expandida **lf 3**: largo de lámina senescente. * Mediciones desde la lígula hasta el extremo de la lámina, o hasta el borde del área senescente

3.5.2.2. Variables estimadas

Tasa de elongación y crecimiento de láminas por macollo

La tasa de elongación de láminas ($\text{mm.macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) se calculó a partir de la variación positiva en el largo de lámina, en el intervalo de tiempo entre dos mediciones sucesivas. Para este cálculo fueron excluidas las hojas en crecimiento defoliadas en el intervalo entre mediciones sucesivas.

La tasa de crecimiento por macollo ($\text{mg.macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$), se estimó como el producto entre el peso por unidad de longitud de lámina ($\text{mg MS. mm hoja}^{-1}$) y la tasa de elongación de láminas.

Largo total de lámina verde por macollo

El largo total de lamina verde (mm) por macollo, se estimó como la sumatoria del largo de cada lámina viva presente, incluyendo todas las hojas que no fueron defoliadas.

Tasa de senescencia de la láminas por macollo

La tasa de senescencia de lámina ($\text{mm.macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) se calculó a partir de las variaciones negativas en el largo foliar de los macollos, en el intervalo de tiempo entre dos mediciones sucesivas. El producto de los valores de tasa de senescencia de lámina y el peso por unidad de longitud de lámina ($\text{mg MS. mm hoja}^{-1}$), se calculó para estimar la tasa de senescencia de láminas en términos de peso por macollo.

Tasa de crecimiento y senescencia de láminas por hectárea

La tasa de crecimiento y senescencia de láminas por hectárea ($\text{kg MS.ha}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$), se obtuvo del producto entre la tasa de crecimiento y senescencia por macollo ($\text{mg.macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) y la densidad de macollos (macollos.m^{-2}).

Crecimiento neto de láminas por hectárea

La tasa de crecimiento neto de láminas por hectárea ($\text{kg MS.ha}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$), se calculó como la diferencia entre la tasa de crecimiento de láminas por hectárea y la tasa de senescencia de láminas por hectárea.

3.6. Análisis estadístico

El cálculo de los diferentes flujos de tejido, se realizó mediante un programa elaborado por el grupo de Producción y Utilización de Pasturas de la Unidad Integrada Balcarce. El tratamiento de todos los datos se realizó mediante procedimientos del paquete estadístico SAS (1998)

Las variables fueron analizadas por ANVA, utilizando procedimiento GLM SAS (1998). Para la comparación de medias se utilizó el test de Duncan ($p < 0,05$). Como tendencia se consideró un valor de “p” entre 0,05 y 0,1.

Se ajustaron funciones lineales con la tasa de elongación de láminas por macollo y la temperatura media del aire, con la tasa de elongación de láminas por macollo y el largo total de lámina verde por macollo; como también con la tasa de senescencia de láminas por macollo, con la biomasa de láminas y la altura de la pastura

Para analizar la contribución de los componentes de la tasa de crecimiento de láminas por hectárea (tasa de crecimiento por macollo y densidad de macollos), se desarrollo un análisis de regresión múltiple (Stepwise, con remoción de variables con $\alpha=0,25$).

Los estimadores de los parámetros de regresión lineal se compararon utilizando variables Dummy.

Se ajustaron funciones cuadráticas para tasa de crecimiento de láminas por hectárea ($TC \cdot ha^{-1} \cdot día^{-1}$) y crecimiento neto de láminas por hectárea ($TCN \cdot ha^{-1} \cdot día^{-1}$) ($TC \cdot ha^{-1} \cdot día^{-1} = a + b/x^2$, $TCN \cdot ha^{-1} \cdot día^{-1} = a + b \cdot x + c/x^2$) y lineal para tasa de senescencia de láminas por hectárea ($TS \cdot ha^{-1} \cdot día^{-1} = a + b \cdot x$), para describir la asociación entre $TC \cdot ha^{-1} \cdot día^{-1}$, $TCN \cdot ha^{-1} \cdot día^{-1}$ y $TS \cdot ha^{-1} \cdot día^{-1}$ con la biomasa de láminas de las pasturas.

4. DESCRIPCION GENERAL DEL EXPERIMENTO

4.1. Manejo del Experimento

4.1.1. Control de la Altura de la Pastura

En las figuras 9a, 9b y 9c se observa la evolución de altura de las pasturas de “agropiro alargado”. las alturas promedio fueron numéricamente diferentes entre tratamientos a lo largo de los tres períodos evaluados.

En Primavera/2000 el tratamiento AA y BA se diferenciaron claramente durante todo el período, manteniéndose en un rango de alturas de 12-14 cm y 7-9 cm, respectivamente. El tratamiento MA se mantuvo a alturas intermedias hasta fines de Noviembre, momento en que se igualaron las alturas con el tratamiento AA hasta el final del período.

El rango de alturas durante la Primavera/2003 fue de 11-14 cm y de 9-10 cm para los tratamientos AA y BA, respectivamente. A partir del día 7/11 y hasta finalizar el experimento la altura del tratamiento AA fue similar a la del tratamiento BA, razón por la cual en Primavera/2003 el período experimental se tomará desde 15/10 hasta el día 7/11/2003.

En Otoño/2001 también fue posible mantener alturas diferentes a lo largo de todo el período entre los tratamientos AA y BA, con valores para cada uno de ellos en el rango de los 8,5-11cm y 6-7cm a partir del 26/6. En el tratamiento MA, por su parte, las alturas fueron intermedias entre los tratamientos extremos hasta el 20/6, momento a partir del cual las alturas estimadas tendieron a igualarse a las del tratamiento AA..

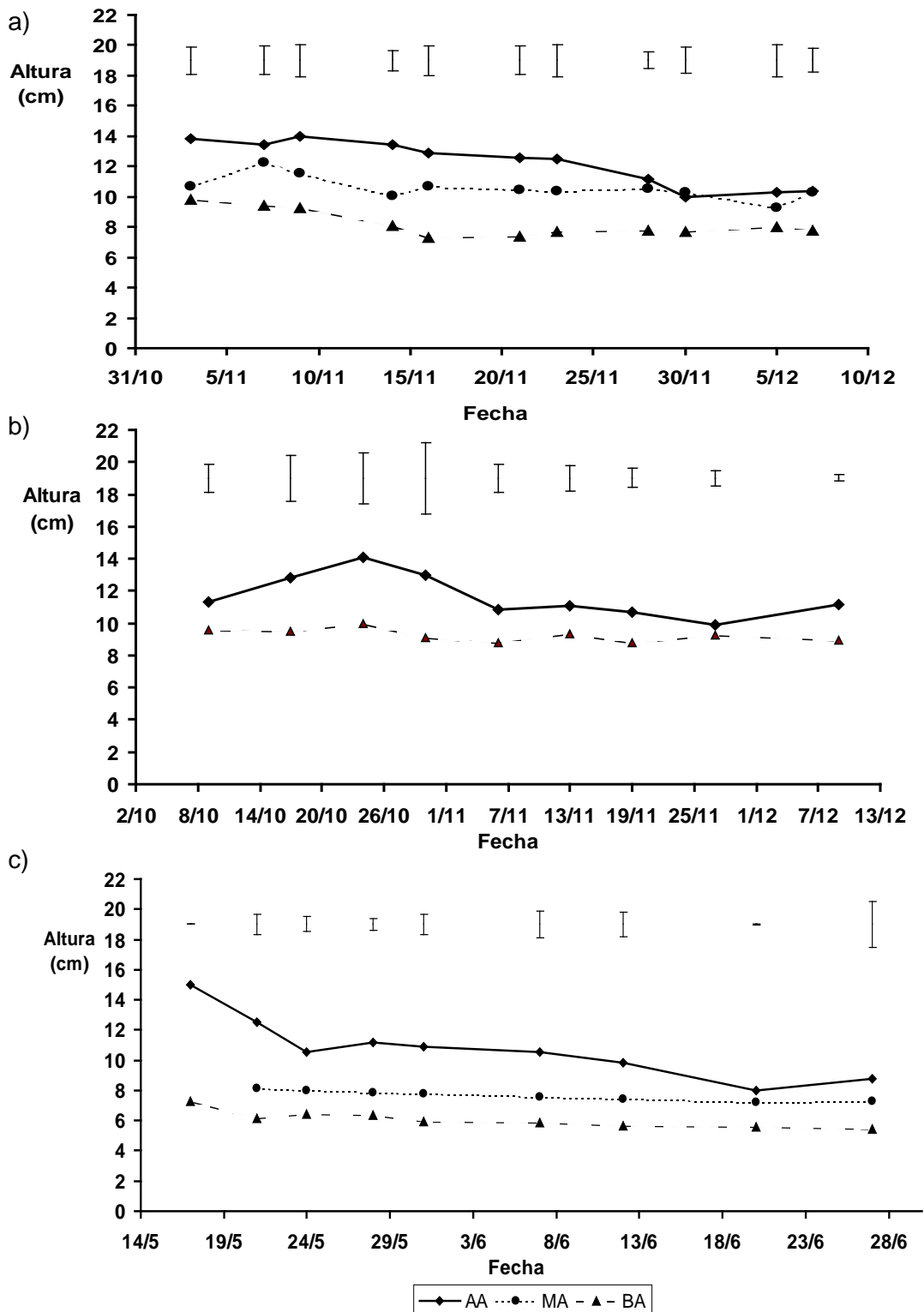


Figura 9 Evolución de la altura (cm) en pasturas de “agropiro alargado” pastoreadas bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera/2000 (30/10 al 7/12/00), b) Primavera/2003 (09/10 al 7/11/03) y c) Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01). AA, MA y BA indican tres estados de las pasturas (Alto, Medio y Bajo) en términos de altura, IAF y biomasa de forraje . Barras verticales indican error estándar de la media (e.e.m.)

4.1.2. Control de la Carga Animal

En las figuras 10a, 10b y 10c. se presenta la evolución de la carga animal durante los períodos de mediciones .

En Primavera/2000 mientras que el tratamiento AA soportó cargas cercanas a 5 animales.ha⁻¹ a lo largo de todo el período, en los tratamientos MA y BA las cargas iniciales (5-6 animales.ha⁻¹) debieron reducirse por lo menos el 40% desde la primer semana de Noviembre para evitar la disminución del estado de las cubiertas.

En Primavera/2003, el estado del tratamiento BA se logró mediante cargas crecientes desde 4 hasta un máximo de 5 animales.ha⁻¹ a fin de Octubre, densidad esta que se mantuvo hasta el final del ensayo. En el tratamiento AA se requirió también un incremento de la carga de 2,5 animales.ha⁻¹ iniciales hasta un máximo de 5 animales.ha⁻¹ en Octubre. Dicho valor debió luego reducirse un 40% en la primera semana de Noviembre.

Durante el período Otoño/2001 la carga se mantuvo constante en 1,5 animales.ha⁻¹ para el tratamiento AA, mientras que los tratamientos de MA y BA comenzaron el ensayo con cargas de 3,5 y 5,5 animales.ha⁻¹ respectivamente, necesitando durante el transcurso del experimento disminuciones paulatinas, finalizando el período experimental en 1,5 animales.ha⁻¹ para ambos tratamientos.

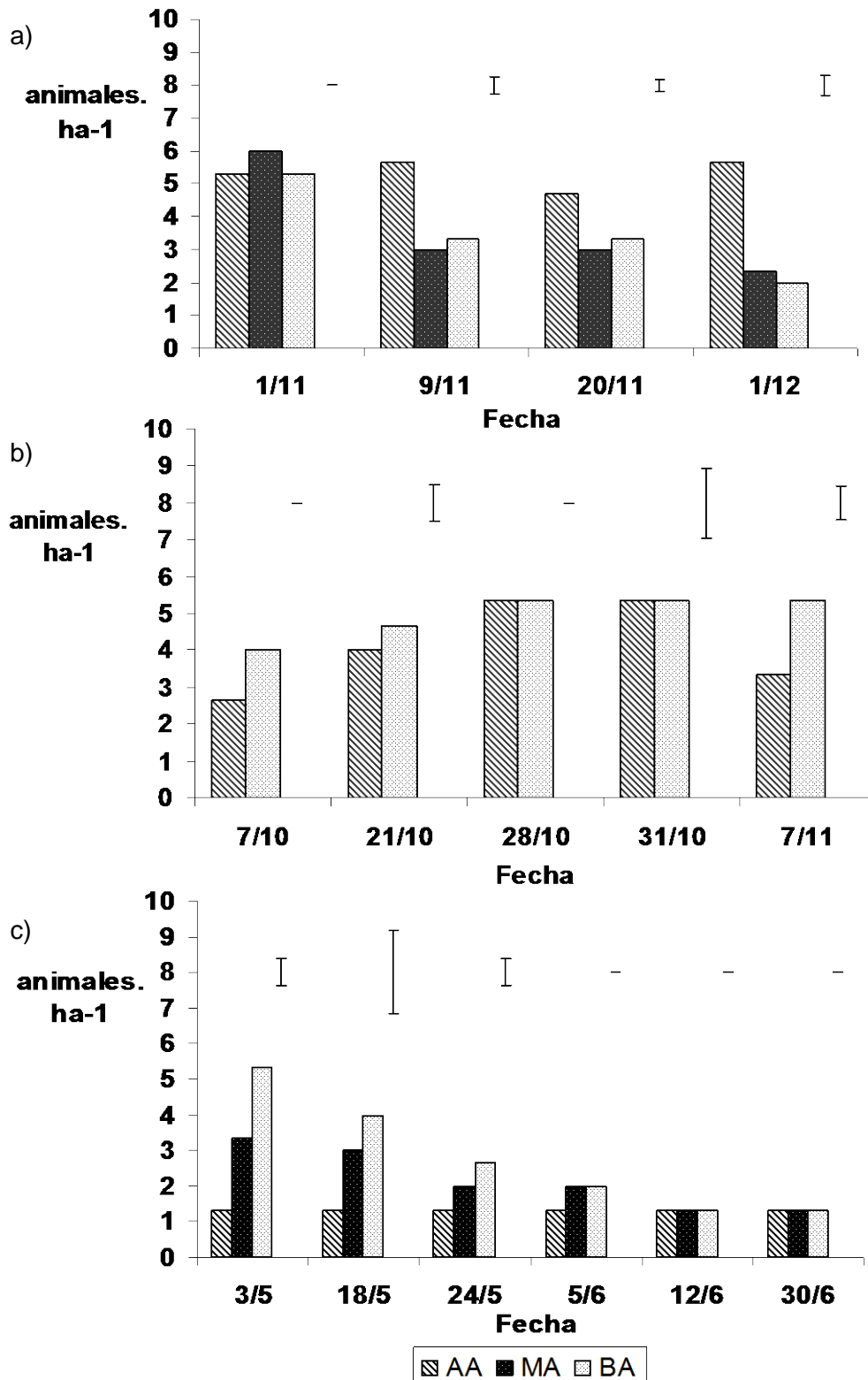


Figura 10 Evolución de la carga animal (animales.ha⁻¹) en pasturas de “agropiro alargado” pastoreadas bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera/2000 (30/10 al 7/12/00), b) Primavera/2003 (09/10 al 7/11/03) y c) Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01). AA, MA y BA indican tres estados de las pasturas (Alto, Medio y Bajo) en términos de altura, IAF y biomasa de forraje
Barras verticales indican error estándar de la media (e.e.m.)

4.1.3. Control del Índice de Área Foliar y de la Biomasa de Forraje

4.1.3.1. Relación entre el Índice de Área Foliar y la Altura de la pastura

Se estableció la relación entre el IAF y altura de la pastura para estimar la evolución del IAF durante el período de mediciones. Se realizó ajuste lineal cuyas ecuaciones se muestran en la Cuadro N°2 para cada uno de los períodos evaluados.

Para el período Primavera/2003 no se presentan los datos obtenidos dado que los mismos fueron muy bajos (del orden de 0,5) respecto de los esperables en función de la biomasa de forraje que mantuvieron los tratamientos (Figura 12, Cuadro N°3). En tal sentido, se puede observar que los valores de biomasa de forraje fueron similares a los de la Primavera/2000. Las razones de esta subestimación podrían deberse a un acartuchamiento de las hojas como consecuencia de un tratamiento inadecuado de las muestras entre el corte de las muestras en el campo y su posterior manipulación para la medición de área foliar con el planímetro electrónico. Por tal razón no se presenta la relación altura-IAF, y los valores de IAF de este período no serán presentados en el punto 4-2 : “Descripción de la estructura de la pastura”

Tanto en Primavera/2000 como Otoño/2001 las relaciones lineales ajustadas fueron altamente significativas. Si bien en ambos casos el aumento de altura se asoció con un incremento del IAF, en el primer período la regresión explicó una proporción menor de la variación de los datos en comparación con el Otoño/2001 (25 y 63 %, respectivamente). Esta diferencia estacional estaría asociada a la mayor asignación a la fracción vainas en las pasturas primaverales.

Cuadro N°2 Relación entre IAF y altura (cm) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera/2000 (30/10 al 07/12/00) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Ecuación	R2	Ajuste del modelo
Primavera/2000	$IAF = 0,05 (\pm 0,20) + 0,09 (\pm 0,02) * altura$	0,25	0,0001
Otoño/2001	$IAF = 0,88 (\pm 0,14) + 0,14 (\pm 0,02) * altura$	0,63	0,0001

No se incluye el período Primavera/2003 por un error en la determinación del IAF, por lo tanto no se presenta el respectivo período.

4.1.3.2. Relación entre la Biomasa de Forraje y la Altura de la pastura.

En la Cuadro N°3 se presentan las funciones lineales ajustadas para cada uno de los períodos evaluados.

Las relaciones obtenidas entre biomasa de forraje y altura de la pastura fueron altamente significativas. En todos los períodos el incremento en la altura de la pastura tuvo escaso impacto en el aumento de la biomasa de forraje. El análisis de paralelismo no mostró diferencias entre los períodos estimándose un incremento promedio de 75,5 kg biomasa de forraje por cada cm de aumento en la altura de la pastura.

Cuadro N°3 Relación entre biomasa de forraje (kgMS.ha⁻¹) y altura (cm) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera/ 2000 (30/10 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Ecuación	R ²	Ajuste del modelo
Primavera/ 2000	Biomasa = 353,9 (± 187,5) + 73,3 (± 13,9) * altura	0,21	0,0001
Primavera/ 2003	Biomasa = 187,2 (± 250,6) + 105,1 (± 23,3) * altura	0,34	0,0001
Otoño/2001	Biomasa = 1317,4 (± 165,1) + 101,4 (± 22,3) * altura	0,35	0,0001

4.1.3.3. Evolución del IAF

En las figuras 11a y 11b se observa la evolución estimada del IAF para el período Primavera/2000 y Otoño/2001, de acuerdo a las ecuaciones del Cuadro N°2

En Primavera/2000 los valores medios de IAF estimados para los tratamientos AA y BA estuvieron en el rango de 0,9-1,2 y de 0,6-0,9. los valores estimados para el tratamiento MA hasta fin de Noviembre fueron intermedios respecto de los otros dos tratamientos. En adelante, los valores promedio estimados fueron similares entre AA y MA.

En Otoño/2001, excepto del 20/6 al 27/6, el IAF estimado para el tratamiento AA fue alrededor de 40% superior que el de BA, con valores para ambos tratamientos en el rango de 2,1-2,4 y 1,5-1,7, respectivamente. En la semana mencionada el IAF estimado para el tratamiento AA se redujo a aproximadamente un nivel de 2, numéricamente similar al mantenido por MA a lo largo del período experimental.

De acuerdo con las estimaciones obtenidas, el tratamiento AA habría superado numéricamente al BA en alrededor del 50 y del 37% en Primavera/2000 y en Otoño/2001 respectivamente. Estas diferencias relativas fueron del orden de las estimadas para la altura en ambos períodos (40 y 50%, respectivamente). Sin embargo, el rango de valores absolutos estimado fue estrecho. Esto refleja las dificultades impuestas por la sequía ocurrida durante el período al crecimiento de las

pasturas y, por ende, a las posibilidades de incrementar el IAF mediante la carga animal. Por otra parte, en este período experimental las estimaciones mostraron una importante variabilidad (Figura 11). Ello indica que el objetivo de diferenciación entre tratamientos no habría sido satisfactoriamente alcanzado para esta variable. Esta variabilidad pudo deberse, al menos en parte, a dificultades en la manipulación de material vegetal marchito durante las etapas de gabinete.

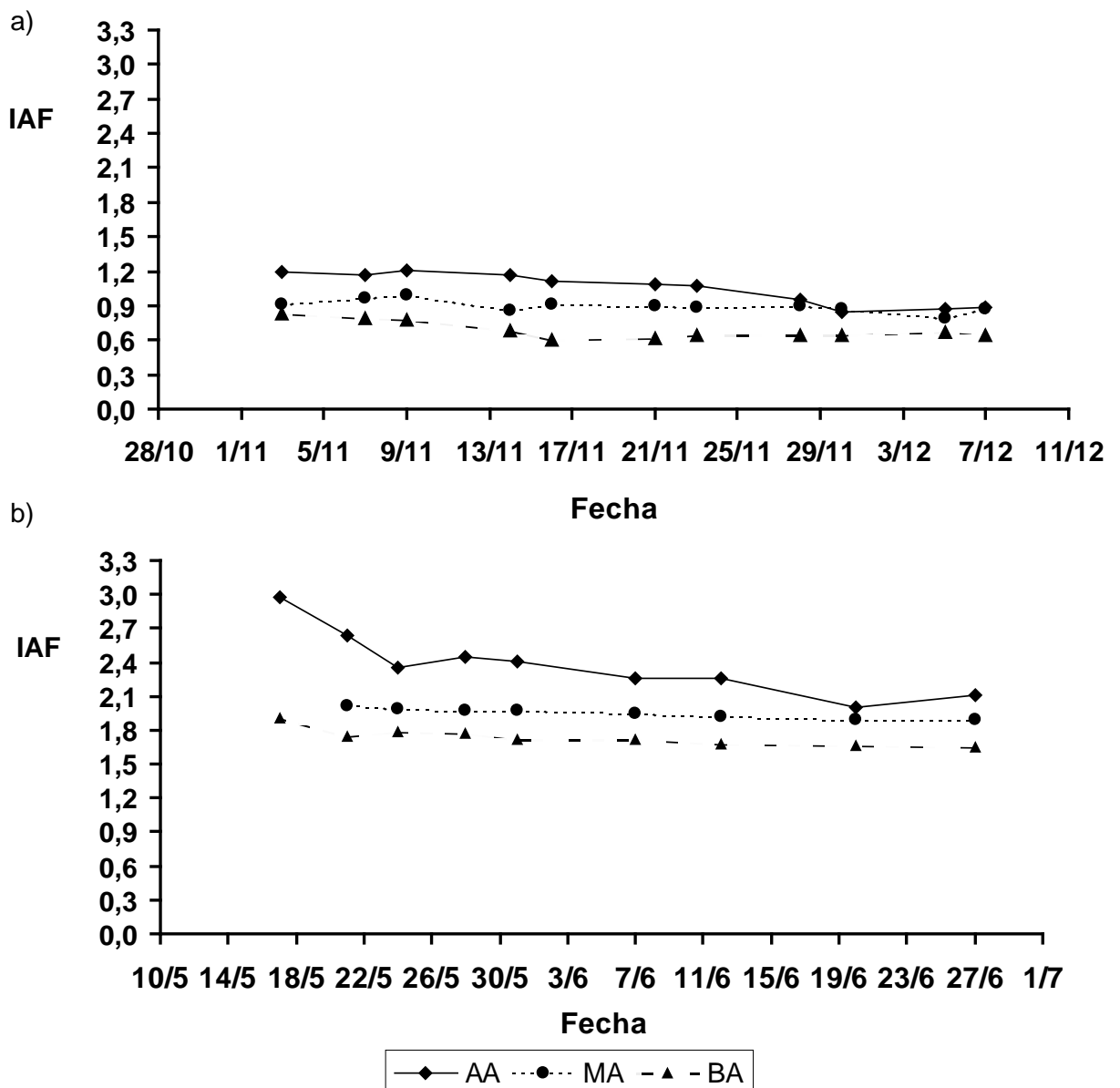


Figura 11 Evolución del IAF en pasturas de “agropiro alargado” pastoreadas bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera/2000 (30/10 al 7/12/00) y b) Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01). AA, MA y BA indican tres estados de las pasturas (Alto, Medio y Bajo) en términos de altura, IAF y biomasa de forraje. En el período Primavera/2003 no se presenta la evolución del IAF por un error en la determinación del mismo.

4.1.3.4. Evolución de la biomasa de forraje

En las figuras 12a, 12b y 12c se observa la evolución de biomasa ($\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}$) en los períodos evaluados para cada tratamiento estimadas a partir de las ecuaciones de la Cuadro N°3

Los valores medios de biomasa de forraje estimados durante la Primavera/2000 fueron numéricamente diferentes entre los tratamientos AA, MA y BA hasta la tercer semana de Noviembre, manteniéndose en el rango de 1300-1400, 1100-1200 y 900-1000 $\text{kg}\cdot\text{MS}\cdot\text{ha}^{-1}$, respectivamente. Entre el 28/11 y 7/12 la biomasa de forraje estimada para el tratamiento AA disminuyó un 20%, igualándose numéricamente al tratamiento MA.

Para el período Primavera/2003 la biomasa estuvo en el rango de 1200-1600 y 1100-1200 $\text{kg}\cdot\text{MS}\cdot\text{ha}^{-1}$ para los tratamientos AA y BA respectivamente.

En Otoño/2001, mientras la biomasa de forraje estimada para los tratamientos MA y BA se mantuvo relativamente estable a lo largo de todo el período de evaluación, la del tratamiento AA mostró una tendencia general decreciente.

Así, los valores estimados para MA y BA estuvieron en el orden de los 2100 y 1900 $\text{kg}\cdot\text{MS}\cdot\text{ha}^{-1}$, respectivamente. Los de AA mostraron una caída inicial de alrededor del 20%, manteniéndose en el rango de 2300-2400 $\text{kg}\cdot\text{MS}\cdot\text{ha}^{-1}$ hasta el 20/6. En adelante los valores estimados fueron numéricamente similares a los del tratamiento MA.

A diferencia de lo observado con la altura, las estimaciones de biomasa de forraje a lo largo de cada período experimental sugieren que las diferencias entre tratamientos fueron menos notables para el caso de esta variable. De este modo, mientras la diferencia relativa promedio para los tres períodos entre los tratamientos AA y BA fue del alrededor del 40%, aquella estimada para la biomasa de forraje fue de aproximadamente la mitad.

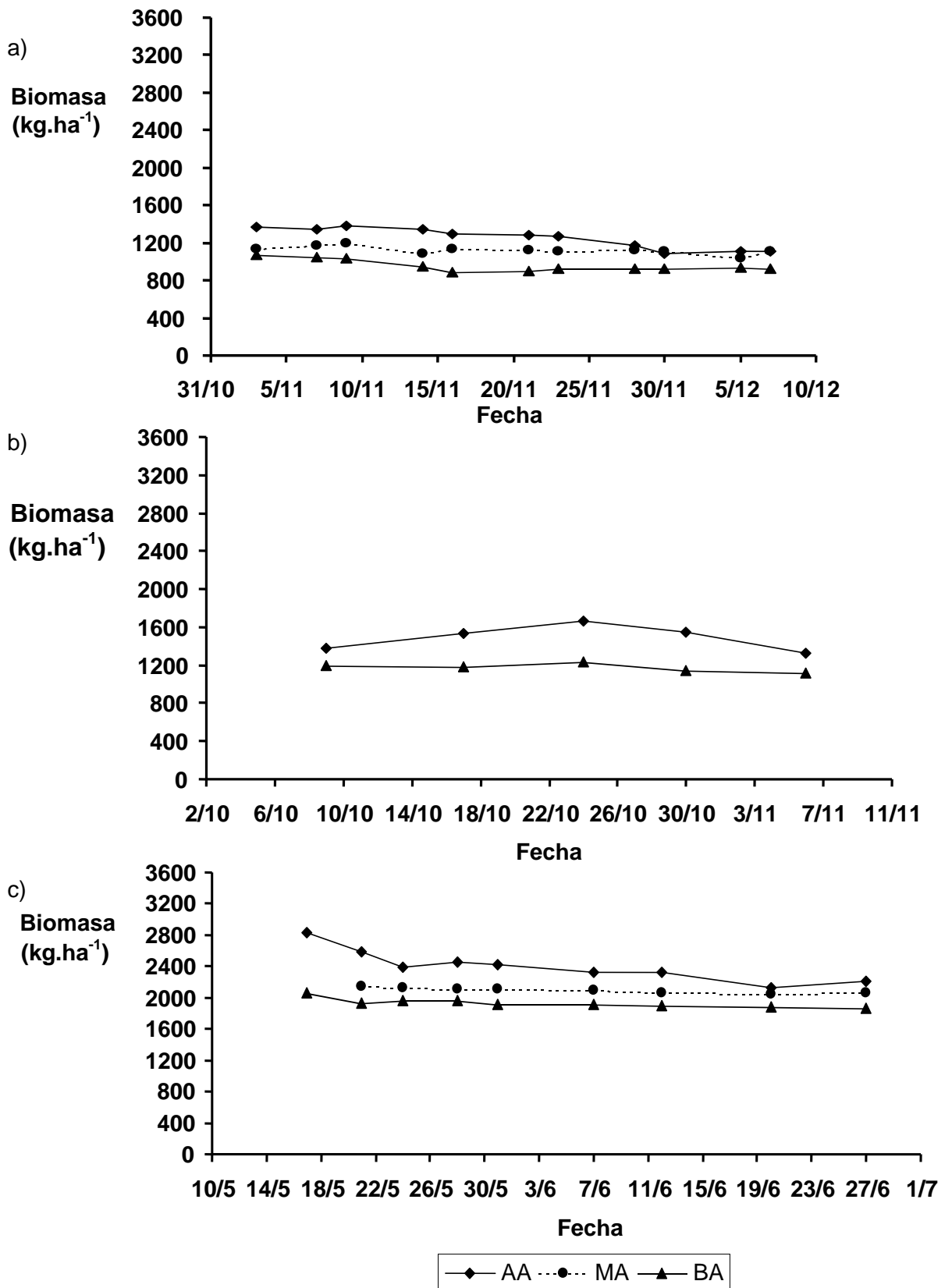


Figura 12 Evolución de la biomasa (kg.ha⁻¹) en pasturas de “agropiro alargado” pastoreadas bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera/2000 (30/10 al 07/12/00), b) Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y c) Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01). AA, MA y BA indican tres estados de las pasturas (Alto, Medio y BAjo) en términos de altura, IAF y biomasa de forraje.

4.2. Descripción de la estructura de las pasturas

Los niveles promedio de altura, IAF, Biomasa total y Biomasa de láminas para cada uno de los distintos tratamientos durante los períodos de mediciones se presentan en la Cuadro N°4.

La altura de la pastura mostró diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos en Primavera/2000, Primavera/2003 y Otoño/2001.

Los valores promedios de IAF no mostraron diferencias significativas entre tratamientos para Primavera/2000. En Otoño/2001, en cambio, los valores difirieron estadísticamente. En ambas estaciones el IAF fue creciente entre BA, MA y AA, existiendo una diferencia de alrededor del 85% entre los tratamientos extremos.

La biomasa total mostró diferencias significativas para los tratamientos extremos en Primavera/2000 y Otoño/2001, siendo las diferencias no significativas en el período Primavera/2003. En los tres períodos la biomasa tendió a incrementarse con la altura de la pastura, con diferencias del 110, 35 y 56 % entre los tratamientos extremos en Primavera/2000, Primavera/2003 y Otoño/2001, respectivamente.

Se observa que los valores de biomasa de láminas difirieron significativamente sólo en Primavera/2003 y Otoño/2001. Al igual que la biomasa total, la biomasa de láminas se incrementó con el aumento de la altura en los tres períodos evaluados.

Cuadro N°4 Altura (cm), IAF, biomasa total (láminas + vainas) (kgMS.ha^{-1}) y biomasa de láminas (kgMS.ha^{-1}) en pasturas de "agropiro alargado" bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera/2000 (30/10 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período y Tratamientos.	Altura (cm)	IAF	Biomasa total (kg.MS.ha^{-1})	Biomasa láminas (kg.MS.ha^{-1})
Primavera/2000				
AA	12,2 a	1,65 a	1684 a	803 a
MA	10,7 b	1,20 a	1384 a	579 a
BA	8,2 c	0,90 a	801 b	393 a
E.S.M	0,3	0,3	113,4	133,4
Primavera/2003				
AA	12,4 a	n.d.	1498 a	949 a
BA	9,4 b	n.d.	1105 a	664 b
E.S.M	0,4		188,6	82,3
Otoño/2001				
AA	10,6 a	2,6 a	2561 a	1218 a
MA	7,7 b	1,96 ab	2328 ab	1042 ab
BA	6,1 c	1,42 b	1647 b	708 b
E.S.M	0,4	0,3	272,3	105,9

Cifras seguidas de igual letra en sentido vertical no difieren estadísticamente ($p < 0,05$).

E.S.M.: Error Estándar de la Media

n.d.: datos no disponibles

4.3. CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LAS CONDICIONES EXPERIMENTALES .

- En los tres períodos se cumplió con el objetivo de establecer tratamientos contrastantes de altura de las pasturas los cuales se asociaron positivamente con la biomasa de forraje y con el IAF, aunque para estas últimas las diferencias detectadas no fueron siempre significativas.

- En Primavera/2000 el contraste señalado se logró, en promedio, con un 40% más de carga animal en AA respecto del resto de los tratamientos. Contrariamente, en este tipo de experimentos la carga animal normalmente se asocia en forma negativa con las variables de estado de la pastura (altura, biomasa de forraje e IAF), La respuesta observada sugiere que la escasez de precipitaciones y, probablemente, la baja disponibilidad de agua en el suelo, habría sido más desfavorable para el crecimiento de las pasturas de menor IAF. Dicho de otra forma, el mayor IAF del tratamiento AA habría compensado, al menos en parte, el efecto negativo de dicha condición ambiental sobre el crecimiento de forraje de las pasturas.

- En Otoño/2001 la disminución de la carga animal requerida en todos los tratamientos refleja la disminución concomitante de la temperatura del aire a lo largo del período y, necesariamente, las menores tasas de crecimiento de forraje de las pasturas.

- La altura explicó una baja proporción de la variación en la biomasa de forraje y en el IAF en comparación con lo observado generalmente en pasturas de otras especies como raigras perenne (Bircham y Hodgson, 1983; Binnie y Chestnutt 1994), festuca alta (Mazzanti, 1994; Assuero, 1998) o pastizales naturales (Pueyo 1996; Rodríguez Palma, 1998). Por un lado, estos resultados pueden reflejar la dificultad de obtener buenos ajustes entre las variables de estado cuando los rangos de variación de las mismas son estrechos. En tal sentido, el rango de alturas en que fue factible mantener a "agropiro alargado" en estado vegetativo fue reducido (6-12 cm) respecto de los ejemplos mencionados en los cuales la altura al menos se quintuplicó entre estados extremos. Por el otro, las pasturas de "agropiro alargado" podrían presentar menos flexibilidad para incrementar la biomasa de forraje y el IAF frente a variaciones de la altura. Ello reflejaría tanto limitaciones propias de la especie ligadas a sus características morfogenéticas como limitaciones asociadas al ambiente edáfico

restrictivo en que desarrollaban las pasturas (suelos moderada a altamente alcalinos en superficie, con dificultades de drenaje).

5. RESULTADOS

5.1. Densidad y tamaño de macollos.

En el Cuadro 5 se presentan los resultados de densidad, peso de macollos y Largo Total de láminas verdes (LTL), para cada uno de los tratamientos en los períodos de mediciones. A diferencia del resto de las variables evaluadas, en este caso no se distinguieron los sub-períodos “húmedo” y “seco” definidos para la Primavera 2000. Ello se debió a que los datos obtenidos en los sub-muestreos realizados tanto en éste como en el resto de los períodos fueron agrupados para obtener un único valor promedio por variable. Ello obedeció a las dificultades que normalmente existen para tomar y procesar un número elevado de muestras destructivas de pasturas y al necesario impacto que ello tiene sobre la variabilidad de los datos. En Primavera/2003 los datos de área foliar por macollo fueron desechados por posibles deficiencias en el muestreo planteadas en el capítulo 4 (sección 4.1.3.1)

La densidad de macollos no presentó diferencias significativas en ninguno de los tres períodos, mostrando valores promedio de 3389 ± 193 , 3441 ± 169 y 3318 ± 184 macollos.m² para los períodos Primavera/2000, Primavera/2003 y Otoño/2001, respectivamente.

El peso por macollo fue mayor en AA respecto que en BA en Primavera/2000 . En Primavera/2003 y en Otoño/2001, si bien los valores se incrementaron numéricamente al aumentar la altura de las pasturas, no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos.

El LTL se incrementó con el aumento de la altura de la pastura, detectándose diferencias significativas entre tratamientos sólo en Primavera/2000 y en Otoño/2001. Mientras en este último período la diferencia numérica entre los tratamientos extremos fue de aproximadamente el doble, en el resto de los casos las mismas fueron del orden del 50%.

Cuadro 5 Densidad, peso de macollos y Largo Total de láminas verdes, en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera/2000 (30/10 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período/ Tratamiento	Densidad de macollos (número.m ⁻²)	Peso por macollo (mg.macollo ⁻¹)	Largo Total de láminas verdes (mm)
Primavera/2000			
AA	3404 a	52,3 a	181 a
MA	3053 a	45,4 a	156 ab
BA	3710 a	21,2 b	124 b
e.e.m.	246	3,59	16,51
Primavera/2003			
AA	3666 a	43,3 a	215 a
BA	3215 a	33,7 a	144 a
e.e.m.	203	6,17	17,91
Otoño/2001			
AA	3343 a	84,1 a	290 a
MA	3671 a	74,9 a	194 b
BA	2939 a	64,1 a	137 b
e.e.m.	392	12,81	13,28

Cifras seguidas de igual letra en sentido vertical no difieren estadísticamente ($p < 0,05$)

e.e.m. = error estándar de la media

AA, MA y BA denotan tratamientos Alta Altura, Media Altura y Baja Altura, respectivamente

n.d. significa datos no disponibles

Se ajustaron funciones lineales entre el largo total de lámina verde por macollo y la biomasa de láminas (Figura 13) para detectar si el efecto del incremento del estado varió entre estaciones. Si bien no se detectaron diferencias significativas entre las pendientes de las regresiones lineales entre Largo Total de Láminas Verdes por macollo y la Biomasa de láminas, las primaveras (particularmente la 2000/”subperíodo-húmedo”) mostraron valores numéricamente inferiores a los del otoño. Ello podría estar asociado, al menos en parte, a una mayor partición de asimilatos hacia la fracción de vainas y/o tallos que es característica en los macollos reproductivos a lo largo de la primavera.

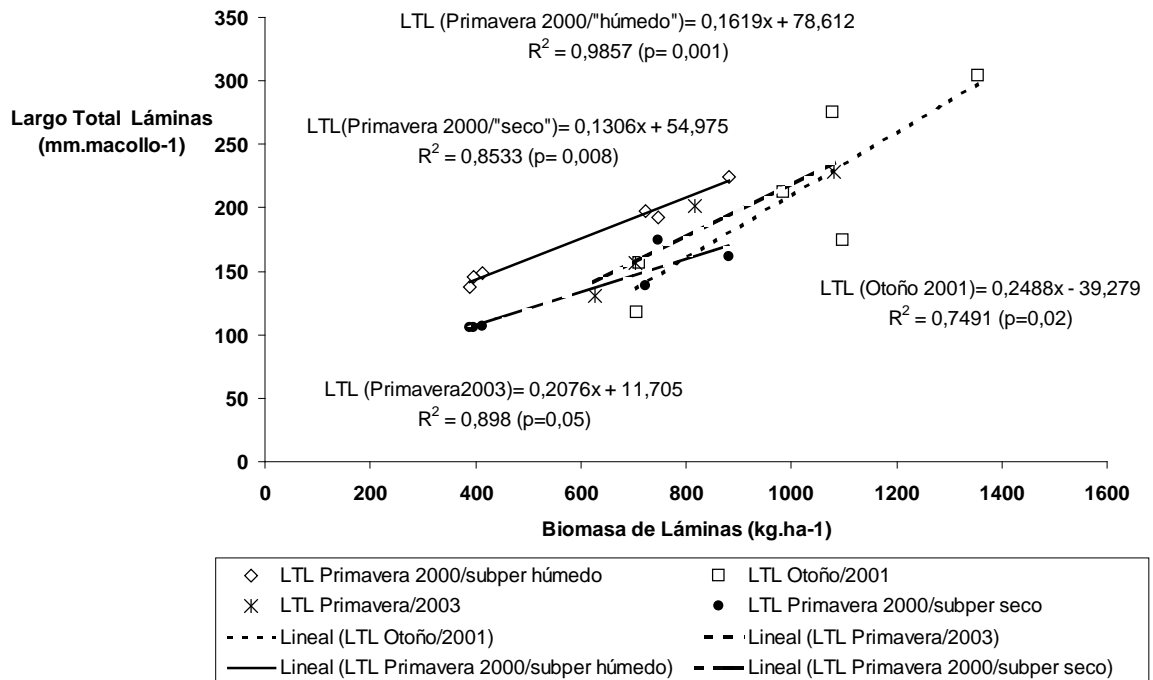


Figura 13 Relación Largo Total de lámina verde (LTL) (mm. macollo⁻¹) y Biomasa de láminas (kg.MS.ha⁻¹) en agropiro alargado bajo pastoreo continuo de vacunos en Primavera 2000/"subperíodo -húmedo", Primavera 2000/"subperíodo -seco", Primavera/2003 y Otoño/2001

5.2. Crecimiento de forraje

5.2.1 Tasa de elongación de láminas por macollo (mm.macollo⁻¹.día⁻¹)

Los valores de tasa de elongación de láminas (TEL) (mm.macollo⁻¹.día⁻¹) no difirieron significativamente entre tratamientos en ninguno de los períodos evaluados (Cuadro 6).

Cuadro 6. Tasa de elongación de láminas por macollo (TEL) ($\text{mm} \cdot \text{macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/“subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/“subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Tratamiento	TEL ($\text{mm} \cdot \text{macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$)
Primavera 2000/ “húmedo”	AA	4,5 a
	MA	3,8 a
	BA	3,5 a
	e.e.m.	0,48
Primavera 2000/ “seco”	AA	3,1 a
	MA	3,6 a
	BA	3,1 a
	e.e.m.	0,50
Primavera/2003	AA	4,2 a
	BA	4,4 a
	e.e.m.	0,24
Otoño/2001	AA	3,5 a
	MA	3,5 a
	BA	2,8 a
	e.e.m.	0,44

Cifras seguidas de igual letra en sentido vertical no difieren estadísticamente ($p < 0,05$).

e.e.m. = error estándar de la media

AA, MA y BA denotan tratamientos Alta Altura, Media Altura y Baja Altura, respectivamente

Se ajustaron funciones lineales entre la temperatura media del aire y la TEL para cada uno de los períodos evaluados (Cuadro 7). Sólo se detectaron ajustes lineales significativos entre ambas variables en Otoño/2001 y en el tratamiento MA durante la Primavera 2000/ “subperíodo-húmedo”. Los menores ajustes se detectaron en Primavera 2000/ “subperíodo-seco”. El análisis de paralelismo no mostró diferencias significativas entre tratamientos en ninguno de los períodos con valores promedio de $1,1 \pm 0,36$, $0,5 \pm 0,24$ y $0,6 \pm 0,08 \text{ mm} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{°C}^{-1}$, para Primavera2000/ “subperíodo-húmedo”, Primavera/2003 y Otoño/2001, respectivamente. La TEL no respondió al aumento de la temperatura en Primavera2000/ “subperíodo-seco”.

Cuadro 7 Relación entre tasa de elongación de láminas por macollo (TEL) ($\text{mm.macollo}^{-1}.\text{día}^{-1}$) y temperatura media diaria del aire (T, °C), en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/“subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/“subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Tratam.	Función	R ²	Ajuste del modelo
Primavera 2000/ “subperíodo - húmedo”	AA	TEL = -10,43 + 1,19 ($\pm 0,62$) * T	0,65	0,19
	MA	TEL = -13,41 + 1,29 ($\pm 0,13$) * T	0,98	0,01
	BA	TEL = -5,87 + 0,77 ($\pm 0,60$) * T	0,45	0,32
Primavera 2000/ “subperíodo-seco”	AA	TEL = 2,42 + 0,08 ($\pm 0,17$) * T	0,04	0,64
	MA	TEL = 5,09 - 0,10 ($\pm 0,18$) * T	0,05	0,61
	BA	TEL = 1,18 + 0,14 ($\pm 0,07$) * T	0,42	0,12
Primavera/ 2003	AA	TEL = -0,29 + 0,38 ($\pm 0,23$) * T	0,49	0,19
	BA	TEL = -2,39 + 0,59 ($\pm 0,36$) * T	0,48	0,19
Otoño/ 2001	AA	TEL = -3,02 + 0,65 ($\pm 0,10$) * T	0,85	0,0004
	MA	TEL = -1,77 + 0,56 ($\pm 0,12$) * T	0,76	0,002
	BA	TEL = -0,74 + 0,43 ($\pm 0,18$) * T	0,46	0,04

Se ajustaron funciones lineales entre la TEL y el LTL (Cuadro 8). Excepto en Primavera 2000/ “subperíodo-seco” y Primavera/2003 la TEL mostró una adecuada asociación con el LTL. Las relaciones explicaron más del 50% de la variación de la TEL ante aumentos en el LTL.

Cuadro 8 Relación entre la tasa de elongación de láminas por macollo (TEL, $\text{mm.macollo}^{-1}.\text{día}^{-1}$) y el largo total de láminas por macollo (LTL, mm) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/“subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/“subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Función	R ²	Ajuste del modelo
Primavera 2000/ “subperíodo-húmedo”	TEL= 0,75 + 0,018 LTL	0,85	0,009
Primavera 2000/ “subperíodo-seco”	TEL= 1,34 + 0,014 LTL	0,50	0,11
Primavera/2003	TEL= 4,14 + 0,0009 LTL	0,06	0,92
Otoño/2001	TEL= 2,30 + 0,0046 LTL	0,61	0,06

5.2.2. Tasa de crecimiento de láminas por hectárea

En la Cuadro 9 se presentan las tasas diarias de crecimiento de láminas por hectárea (TCha, $\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$). Sólo se detectó diferencias significativas entre tratamientos en el período Otoño/2001.

Cuadro 9 Tasa de crecimiento de láminas por hectárea (TCha) ($\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/“subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/“subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Tratamiento	TCha ($\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$)
Primavera 2000/ “subperíodo-húmedo”	AA	31 a
	MA	24 a
	BA	26 a
	e.e.m.	5,07
Primavera 2000/ “subperíodo-seco”	AA	21 a
	MA	22 a
	BA	23 a
	e.e.m.	5,29
Primavera/2003	AA	27 a
	BA	28 a
	e.e.m.	4,55
Otoño/2001	AA	20 ab
	MA	22 a
	BA	14 b
	e.e.m.	1,59

Cifras seguidas de igual letra en sentido vertical no difieren estadísticamente ($p < 0,05$)
e.e.m. = error estándar de la media

AA, MA y BA denotan tratamientos Alta Altura, Media Altura y Baja Altura, respectivamente

Se ajustaron regresiones lineales múltiples entre la tasa de crecimiento de láminas por hectárea con la tasa de crecimiento por macollo y la densidad de macollos. En el Cuadro 10 se presentan las funciones para cada uno de los tratamientos en cada período. El ajuste del modelo fue significativo en todos los períodos evaluados, siendo la tasa de crecimiento por macollo la variable que siempre explicó la mayor parte de la variación de los datos a escala de la pastura (TCha) (77, 80, 91 y 63% en Primavera 2000/ “subperíodo -húmedo” y “subperíodo-seco, en Primavera/2003 y en Otoño/2001, respectivamente).

Cuadro 10 Relación entre la tasa de crecimiento foliar por hectárea (TCha, $\text{kg.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$) con la tasa de crecimiento por macollo (TCm, $\text{mg.macollo}^{-1}.\text{día}^{-1}$) y la densidad de macollos (Demac, número. m^{-2}) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Función	R^2	Ajuste del modelo
Primavera 2000/ subperíodo “húmedo”	$TCha = -2,71 + 3,98 (\pm 0,22) TCm + 0,0006 (\pm 0,00007) Demac$	0,99	0,0006
Primavera 2000/ subperíodo “seco”	$TCha = -2,20 + 3,76 (\pm 0,35) TCm + 0,0006 (\pm 0,00009) Demac$	0,98	0,002
Primavera/ 2003	$TCha = -1,44 + 5,24 (\pm 1,15) TCm$	0,91	0,04
Otoño/ 2001	$TCha = -1,85 + 3,52 (\pm 0,35) TCm + 0,0005 (\pm 0,00006) Demac$	0,99	0,001

5.3. Senescencia

5.3.1. Tasa de senescencia de láminas por macollo ($\text{mm.macollo}^{-1}.\text{día}^{-1}$)

Las tasas de senescencia de láminas por macollo (TSm) aumentaron numéricamente con el incremento de la altura en todos los períodos aunque sólo se detectaron diferencias significativas entre tratamientos en el período Otoño/2001 (Cuadro 11).

Cuadro 11. Tasa de senescencia por macollo (TSm) ($\text{mm} \cdot \text{macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Tratamiento	TSm ($\text{mm macollo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$)
Primavera 2000/ “subperíodo-húmedo”	AA	3,39 a
	MA	3,00 a
	BA	2,31 a
	e.e.m.	0,58
Primavera 2000/ “subperíodo-seco”	AA	2,08 a
	MA	2,25 a
	BA	1,49 a
	e.e.m.	0,87
Primavera/2003	AA	3,18 a
	BA	1,76 a
	e.e.m.	0,41
Otoño/2001	AA	4,12 a
	MA	2,92 ab
	BA	1,82 b
	e.e.m.	0,41

Cifras seguidas de igual letra en sentido vertical no difieren estadísticamente ($p < 0,05$).

e.e.m. = error estándar de la media

AA, MA y BA denotan tratamiento Alta Altura, Media Altura y Baja altura respectivamente

Los ajustes lineales entre TSm y la Biomasa de Láminas (Cuadro 12), fueron significativos ($p < 0,05$), para Primavera 2000/”subperíodo-húmedo”, Primavera/2003 y Otoño/200, Los incrementos de estado de la cubierta vegetal explicaron, respectivamente, el 77, 98 y 95 % de la variación de las tasas de senescencia en los períodos evaluados. Para Primavera2000/”subperíodo-seco” no se encontraron diferencias significativas.

El análisis de paralelismo no mostró diferencias significativas entre los períodos evaluados, para la relación TSm y Biomasa de Láminas.

Cuadro 12 Relación entre la tasa de senescencia por macollo (T_{Sm}, mm.macollo⁻¹.día⁻¹) y la biomasa de láminas (BiomLam, kgMS.ha⁻¹) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Función	R ²	Ajuste del modelo
Primavera 2000/ subperíodo “húmedo”	$T_{Sm} = 1,02 (\pm 0,54) + 0,0032 (\pm 0,0008) * \text{BiomLam}$	0,77	0,02
Primavera 2000/ subperíodo ”seco”	$T_{Sm} = 0,31 (\pm 1,18) + 0,0027 (\pm 0,0019) * \text{BiomLam}$	0,34	0,22
Primavera/ 2003	$T_{Sm} = -1,33 (\pm 0,44) + 0,0047 (\pm 0,0005) * \text{BiomLam}$	0,98	0,01
Otoño/ 2001	$T_{Sm} = -1,34 (\pm 0,51) + 0,0043 (\pm 0,0005) * \text{BiomLam}$	0,95	0,01

5.3.2. Tasa de senescencia de láminas por hectárea (kgMS.ha⁻¹.día⁻¹)

Las tasas de senescencia de láminas por hectárea (T_{Sha}) aumentaron numéricamente con el incremento de la altura en todos los períodos evaluados, no detectándose diferencias significativas entre tratamientos en ninguno de ellos (Cuadro 13).

Cuadro 13. Tasa de Senescencia por hectárea (TSha) ($\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Tratamiento	TSha ($\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$)
Primavera 2000/ “subperíodo-húmedo”	AA	23,5 a
	MA	18,8 a
	BA	17,5 a
	e.e.m.	5,4
Primavera 2000/ “subperíodo-seco”	AA	14,2 a
	MA	14,9 a
	BA	11,3 a
	e.e.m.	6,4
Primavera/2003	AA	20,5 a
	BA	11,1 a
	e.e.m.	4,1
Otoño/2001	AA	24,4 a
	MA	18,7 a
	BA	9,2 a
	e.e.m.	3,7

Cifras seguidas de igual letra en sentido vertical no difieren estadísticamente ($p < 0,05$).

e.e.m. = error estándar de la media

AA, MA y BA denotan tratamiento Alta Altura, Media Altura y Baja altura respectivamente

5.4. Crecimiento neto de láminas por hectárea

En todos los períodos la tasa de crecimiento neto de láminas por hectárea (CNha) se incrementó numéricamente con la disminución de la altura de la pastura (Cuadro 14), detectándose diferencias significativas sólo en la Primavera/2003.

Cuadro 14. Crecimiento Neto de láminas por hectárea (CNha)(kgMS.ha⁻¹.día⁻¹) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera 2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera/2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño/2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Tratamiento	TCNha (kgMS.ha ⁻¹ .día ⁻¹)
Primavera 2000/ “subperíodo-húmedo”	AA	7,3 a
	MA	5,1 a
	BA	8,4 a
	e.e.m.	2,4
Primavera 2000/ “subperíodo-seco”	AA	6,5 a
	MA	7,5 a
	BA	11,6 a
	e.e.m.	3,0
Primavera/2003	AA	6,2 b
	BA	16,9 a
	e.e.m.	0,7
Otoño/2001	AA	-3,9 a
	MA	3,4 a
	BA	5,1 a
	e.e.m.	2,3

Cifras seguidas de igual letra en sentido vertical no difieren estadísticamente ($p < 0,05$).

e.e.m. = error estándar de la media

AA, MA y BA denotan tratamiento Alta Altura, Media Altura y Baja altura respectivamente

6. DISCUSION

6.1. Estructura de la pastura

6.1.1. Densidad de macollos

La insensibilidad en la densidad de macollos observada en este trabajo a variaciones en el estado de la pastura (Cuadro 5) podría en principio parecer contradictoria relativo al comportamiento generalmente encontrado en "raigrás perenne", caracterizado por una caída poblacional con el incremento del estado de la pastura (IAF, biomasa o altura) (Bircham y Hodgson, 1983; Grant *et al*, 1983; Binnie y Chestnut, 1994). Sin embargo, Mathew *et al.* (2000), analizando datos de "festuca alta" (Onillon *et al.*, 1995) mostraron que la compensación denso-dependiente ocurre por encima del IAF crítico y, a su vez, que este límite plástico necesariamente varía con la morfología de las especies. Hasta ese nivel de IAF los datos referidos muestran un incremento consistente en la densidad poblacional. En correspondencia con este planteo, y coincidentemente con los resultados del presente trabajo, Mazzanti (1990) encontró que la densidad de macollos de "festuca alta" bajo condiciones adecuadas de nutrición mineral e hídrica, mantenida a diferentes IAF's (1,7 y 2,5) mediante pastoreo continuo de ovinos, no declinaba con el aumento del estado de la pastura. Por otra parte, tanto Bertín *et al* (1987) como Cordero (1996), trabajando respectivamente en "agropiro alargado" y en "festuca alta" bajo condiciones naturales de campo y en un planteo experimental similar al del presente trabajo, encontraron caídas significativas en la densidad de macollos con el aumento del IAF. Esta aparente inconsistencia en los resultados sugiere que la caída en la densidad de macollos de los experimentos no fertilizados, a pesar de no haber llegado al IAF crítico, también reflejaría una respuesta denso-dependiente generada en condiciones de limitación nutricional.

Otro rasgo que emerge de los resultados obtenidos en éste trabajo es la muy baja densidad de macollos comparados con aquellos normalmente observados en "raigrás perenne" bajo condiciones no limitantes de crecimiento (v.g. Orr *et al.* (1990)), con valores del orden de los 30-50000 macollos.m⁻² en pasturas puras). Asociado a ello, los comparativamente bajos valores de IAF logrados por "agropiro alargado" respecto de "raigrás perenne" sugieren que las pasturas del presente estudio habrían estado por debajo de la densidad poblacional crítica necesaria para que el área foliar de los macollos individuales alcance a compensar la limitación numérica de la población.

La baja densidad de macollos presentados aquí podría reflejar, al menos en parte, limitantes en la disponibilidad de nutrientes minerales para las plantas. Con respecto a esto último, Laidlaw & Steen (1989) observaron reducciones significativas en el número de macollos de "raigras perenne" creciendo en pasturas mixtas con trébol blanco con bajo nitrógeno (con valores promedio de 9600 y 14000 macollos.m⁻² para 60 y 360 kg N. ha⁻¹, respectivamente). Estos resultados estarían asociados a un efecto negativo de la restricción nutricional sobre el llenado (Davies, 1974; Neuteboon y Lantinga, 1989) y el uso (Skinner y Neslson, 1992) de sitios potenciales de macollaje ("site filling" y "site usage", respectivamente). No obstante, la densidad de macollos observada en "agropiro alargado" parece en principio demasiado baja comparada con los valores estimados bajo pastoreo continuo para "raigras perenne" (Xia, et al, 1990) (4000-11000 macollos.m⁻²) o con los encontrados por Mazzanti et al (1994) y Assuero (1998) en pasturas de "festuca alta" (3000-6000 macollos.m⁻²) con niveles de 360 y 100 kg N.ha⁻¹ respectivamente.

Adicionalmente, este comportamiento en "agropiro alargado" podría reflejar que la especie tiene un bajo potencial de macollaje debido a su bajo filocrono (Lemaire & Chapman, 1996). En este sentido, resultados locales (Borrajó, 1998) indican que la velocidad de aparición de hojas de la especie sería aproximadamente 2 veces más lenta (192°Cd) que la observada en "raigras perenne" (110°Cd)(Davies & Thomas, 1983).

6.1.2. Morfología de los macollos

Tal como era esperado, el peso seco por macollo mostró una caída consistente con la disminución de altura de la pastura en todos los períodos evaluados (Cuadro 5). Esta variación en el peso de los macollos resultó algo inferior a la observada por Cordero (1996) en "festuca alta" y marcadamente menor a la encontrada por varios autores en "raigras perenne". Las reducciones señaladas, dentro del rango de estados en que fue factible mantener las pasturas en cada una de las experiencias, fueron del orden de 2,0; 2,7 y 3,1 veces para "agropiro alargado", "festuca alta" y "raigras perenne", respectivamente. Estos resultados sugieren que "agropiro alargado" podría exhibir una menor plasticidad morfológica en respuesta a cambios en el estado de la pastura. Sin embargo, considerando todas las experiencias en conjunto (Figura 14), el cociente "peso máximo/peso mínimo por macollo" guardó una adecuada asociación con el rango de estados cuantificado a partir del cociente "biomasa máxima/biomasa mínima".

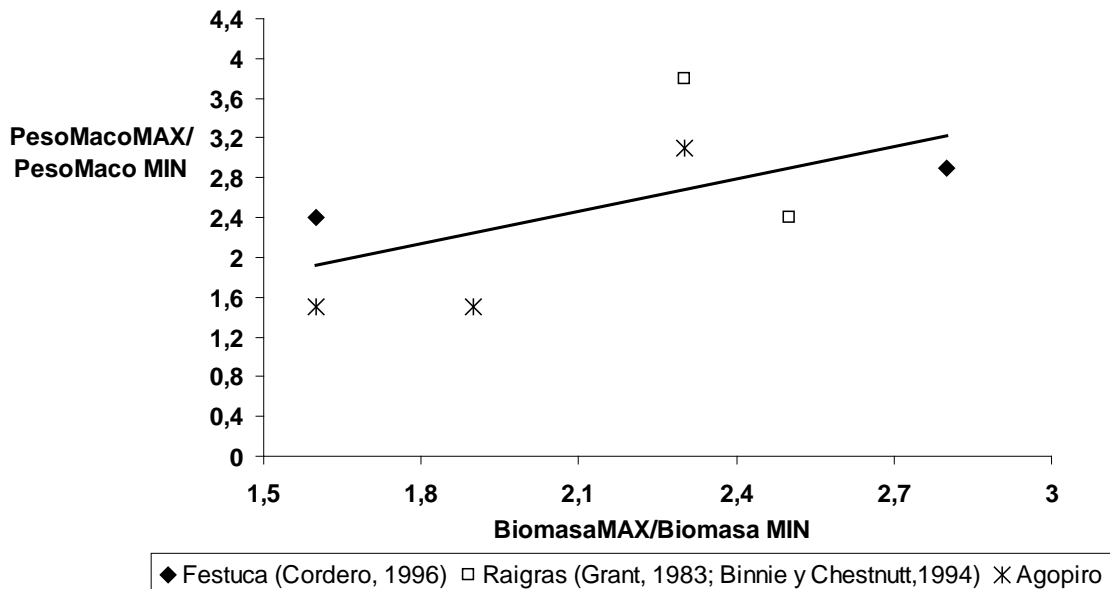


Figura 14 Relación peso máximo/ peso mínimo por macollo con el cociente biomasa máxima/biomasa mínima entre festuca alta (Cordero, 1996), "raigras perenne" (Grant et al, 1983; Binnie and Chestnutt, 1994) y "agopiro alargado".

Esto sugiere que la limitación estructural de "agopiro alargado" radicaría, básicamente, en lograr un rango más amplio de estados y, por ende, una mayor variación en el tamaño de sus individuos. Dicha limitación estaría determinada por una reducida capacidad para modificar la densidad poblacional, al menos en condiciones edáficas similares a las de la presente experiencia.

Adicionalmente, en promedio, el peso de los macollos fue 7 a 10 veces mas grande que aquellos registrados en la bibliografía para "raigras perenne" (Grant et al., 1983; Binnie and Chestnutt, 1994). Este contraste morfológico estaría asociado con la comparativamente alta densidad de macollos que generalmente caracteriza a las cubiertas de "raigras perenne" (ver el punto anterior).

El largo total de lámina verde por macollo mostró un incremento consistente con el aumento del estado de la pastura (Cuadro 5).

Finalmente, dado que no se detectaron variaciones significativas en la densidad poblacional de las pasturas entre los diferentes estados evaluados, los resultados sugieren que en esta experiencia las variaciones en tamaño de los macollos sólo reflejarían contrastes en severidad de defoliación entre tratamientos. Estos resultados difieren de los obtenidos en "raigras perenne" (Grant *et al.*, 1981;

Bircham y Hodgson, 1983; Binnie y Chestnutt, 1994), "festuca alta" (Mazzanti *et al.*, 1994; Cordero, 1996; Assuero, 1998) y diversas especies nativas de los pastizales pampeanos (Pueyo, 1996; Rodríguez Palma, 1998), indicando que "agropiro alargado" sería, comparativamente, una especie de baja plasticidad morfológica para adaptarse al manejo de la defoliación.

6.2. Estado de la pastura y flujo de tejido foliar por macollo

6.2.1. Tasa de elongación de láminas

La tasa de elongación de láminas (TEL) es el mayor componente del crecimiento por macollo. La elongación foliar o la tasa de crecimiento por macollo tiende a incrementarse con incrementos en la altura de la pastura en "raigras perenne" (Bircham & Hodgson, 1983; Grant *et al.*, 1983; Laidlaw & Steen, 1989; Binnie and Chestnutt, 1994), "festuca alta" (Mazzanti *et al.*, 1994) y "cebadilla criolla" (Xia *et al.*, 1994). Esta respuesta refleja la asociación positiva que generalmente existe entre altura de la canopia y el área foliar de los macollos, y, a su vez, entre este último y la tasa de elongación de láminas (Nelson & Sleeper, 1981).

En los períodos evaluados la misma no arrojó diferencias estadísticas (Cuadro 6) pero sin embargo, en Primavera2000/"subperíodo-húmedo" y Otoño/2001 se observó una tendencia numérica creciente de la TEL con el incremento de la altura de la pastura.

Los incrementos en la TEL entre tratamientos extremos para Primavera2000/"subperíodo-húmedo" y Otoño/2001 (30 y 25%) fueron reducidos relativo a las diferencias entre tratamientos en el tamaño de macollos, estimado como el largo total de láminas verdes por macollo (LTL) (49, 49 y 111% para Primavera2000/"subperíodo-húmedo", Primavera/2003 y Otoño/2001, respectivamente) (Cuadro 5). Estos resultados contrastan con los obtenidos por diversos autores. Por ejemplo, Bircham y Hodgson (1983) pusieron en evidencia que aumentos del 180 y 270% en el área foliar total por macollo se asociaron con incrementos en el crecimiento individual del orden del 90 a 100%. Cordero (1996) encontró que incrementos en el tamaño de macollos de "festuca alta" en el rango de 70 y 160% entre tratamientos extremos, se asociaron con aumentos significativos de la TEL del orden del 30 al 65%.

El incremento moderado de la TEL observado en "agropiro alargado" en respuesta al incremento de la altura de la pastura y a la capacidad de captura de energía (cuantificada a través del tamaño de los individuos), podrían reflejar que el

proceso de crecimiento estuvo limitado por algún factor ambiental. Así, a pesar de que las pasturas recibieron una moderada fertilización con nitrógeno y fósforo, la baja densidad de macollos de las pasturas (Cuadro 5), como también una probable escasa penetración radical (asociada con condiciones físicas desfavorables del tipo de suelo - natracuol típico -) pudieron determinar que una proporción del fertilizante no fuera capturado por las plantas. No se descarta, tampoco, que el tipo de suelo haya en parte inmovilizado al fósforo suministrado, afectando la disponibilidad de formas asimilables del nutriente para las plantas. Cabe también la posibilidad de que esta especie particione una proporción significativa de asimilatos al crecimiento de vainas y, por ende, que haya habido un efecto más marcado de la altura a nivel de la elongación total por macollo. En esta experiencia se cuantificó exclusivamente la elongación de láminas y no es factible verificar esta presunción.

La falta de asociación entre la TEL y la temperatura observada en la mayoría de los tratamientos durante los períodos primaverales contrasta con la fuerte asociación detectada entre ambas variables durante el período otoñal (momento en que la relación lámina:vaina es normalmente alta en las gramíneas perennes templadas) en los tres tratamientos evaluados, como también con las respuestas encontradas por diversos autores (Baker and Younger 1987, Mazzanti et al 1994, Cordero 1996, Pueyo 1996) sobre pasturas manejadas bajo pastoreo continuo y mantenidas con niveles de IAF comparables a los de la presente experiencia. Estos resultados muestran que, tal como es de esperar, el crecimiento de los macollos de agropiro alargado responde positivamente al incremento de altura de la pastura y sustentan la conjetura respecto a que dicho efecto también habría ocurrido durante los períodos de primavera con adecuada disponibilidad hídrica en el suelo (Primavera2000/"subperíodo-humedo" y Primavera2003).

La respuesta de la TEL a la temperatura obtenida en esta experiencia durante el otoño en el tratamiento BA (Cuadro 7) fue similar a la encontrada por Rodríguez Palma (1998) a la salida del invierno (alrededor de 0,4 mm/°C) en macollos de *Lolium multiflorum*, especie dominante en un pastizal natural sometido al mismo régimen de fertilización y mantenido mediante pastoreo continuo de vacunos en un nivel promedio de IAF algo inferior al de esta experiencia (1,6 vs. 1,2). Esa diferencia entre los niveles de IAF podría haber compensado la generalmente menor respuesta a la temperatura que es esperable en las pasturas creciendo durante otoño en comparación con la primavera (Peacock, 1975 ; Gastal et al 1992). Otro ejemplo ilustrativo para establecer comparaciones son los resultados encontrados por Cordero (1996) en pasturas de

“festuca alta” manejadas en un rango de IAF comparable al obtenido en este trabajo mediante pastoreo continuo de ovinos durante primavera bajo condiciones agronómicas naturales. Las respuestas de la TEL a la temperatura para los diferentes tratamientos de estado de la cubierta resultaron en este caso sensiblemente inferiores a las observadas en otoño en la presente experiencia (2 a 3 veces menores, con valores entre 0,12 y 0,31 mm/°C). En este caso, a pesar de que las pasturas en primavera de “festuca alta” presentaron estados similares que las de agropiro, la diferencia en la disponibilidad de nutrientes edáficos permitiría explicar, en alto grado, la ventaja observada en las pasturas de esta última especie.

Finalmente, cabe señalar que las respuestas de la TEL a la temperatura en pasturas a lo largo de un rebrote (por ejemplo en el intervalo entre cortes o pastoreos sucesivos) pueden ser tanto lineales (v.g. Thomas y Norris, 1979) como exponenciales (Peacock (1975); Gastal et al (1992), dependiendo de la amplitud del rango de temperaturas abarcado (v.g. entre 2 y 10 °C en Thomas y Norris (1979) y entre alrededor de 2 y 20 °C en el resto de los trabajos citados). En el caso de este trabajo, desarrollado en un amplio rango térmico (6 a 20 °C), y al igual que lo encontrado en diversos estudios bajo pastoreo continuo (Mazzanti et al 1994; Cordero, 1996; Rodríguez Palma, 1998) la linealidad de las respuestas y la frecuente depresión de las mismas en la medida en que disminuye el IAF refleja el efecto negativo que ejerce la supresión de cierta proporción del área foliar de los macollos sobre la TEL.

6.2.2. Tasa de senescencia de láminas

Los datos de la bibliografía para “raigras perenne” (Bircham y Hodgson, (1983); Grant et al (1983); King et al, (1984) y Binnie y Chestnutt (1994) y festuca alta (Mazzanti et al, 1994 y Cordero, 1996), coinciden en que la senescencia se incrementa linealmente con aumentos en la altura y sus variables correlacionadas (IAF, biomasa total y biomasa de láminas). Esto último, es debido a que en condiciones de pastoreo continuo la probabilidad de que una hoja individual sea pastoreada antes de senescer es primariamente determinado por la carga animal (Mazzanti and Lemaire 1994). Estos autores proponen que el tamaño de la porción de las láminas que no alcanzan a ser defoliadas durante el lapso que transcurre entre la aparición y la muerte de las hojas (vida media foliar) esta explicado, principalmente, por la disminución en la frecuencia de defoliación que necesariamente se asocia a la reducción de la carga animal. Tal como fue puntualizado por Lemaire y Agnusdei (2000), el incremento lineal en la tasa de senescencia por macollo generalmente observado con el aumento de la

altura de la pastura, no es un resultado directo de dicho incremento, sino un efecto directo de la variación en la carga animal.

Los resultados obtenidos en este experimento muestran un incremento consistente de la tasa de senescencia con el incremento de la altura (Cuadro 11) el cual ha sido sistemáticamente encontrado en las especies forrajeras estudiadas (Bircham y Hodgson, 1983; Grant *et al* 1983; King *et al*, 1984; Binnie y Chestnutt, 1994; Mazzanti *et al*, 1994 y Cordero, 1996). A su vez, en concordancia con lo observado en la literatura citada, los ajustes lineales realizados entre este flujo y el estado de la pastura permitieron describir adecuadamente dicha variación (Cuadro 12).

A los efectos de realizar comparaciones con resultados de la literatura, se establecieron adicionalmente ajustes lineales entre los datos de tasa de senescencia de láminas por macollo y la altura de la pastura (Cuadro 15).

Cuadro 15 Relación entre la tasa de senescencia de láminas por macollo (T_{Sm}, mm.macollo⁻¹.día⁻¹) y la altura de la cubierta (cm) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo de vacunos para los períodos Primavera2000/”subperíodo-húmedo” (30/10 al 14/11/2000), Primavera2000/”subperíodo-seco” (14/11 al 07/12/00), Primavera 2003 (09/10 al 07/11/03) y Otoño 2001 (17/05 al 27/06/01).

Período	Función	R ²	Ajuste del modelo
Primavera 2000/ ”subperíodo- húmedo”	T _{Sm} = 1,41 (± 1,90) + 0,14 (± 0,18) * altura	0,13	0,47
Primavera 2000/ ”subperíodo- seco”	T _{Sm} = - 0,48 (± 2,34) + 0,23 (± 0,22) * altura	0,21	0,35
Primavera 2003	T _{Sm} = - 1,58 (± 1,01) + 0,37 (± 0,09) * altura	0,89	0,06
Otoño 2001	T _{Sm} = - 1,17 (± 0,43) + 0,51 (± 0,05) * altura	0,96	0,0006

Para el caso de ambas primaveras vale señalar que la variación en la tasa de senescencia fue mejor descrita a partir de las ecuaciones realizadas con la biomasa de láminas que con la altura de la pastura. Ello sugiere que en este período, como consecuencia probablemente de la mayor partición de asimilatos a la fracción de vainas previamente planteada, el IAF (o su variable relacionada, la biomasa de láminas) sería un indicador más apropiado para interpretar el impacto del estado de la pastura sobre la dinámica de este flujo de tejido.

Una figura interesante encontrada a partir de esta última asociación es que los incrementos relativos por unidad de incremento en la altura de la pastura fueron elevados (del doble o más) en comparación, por ejemplo, con los encontrados en "festuca alta" por Cordero (1996). Puesto que en ambos experimentos la carga animal utilizada permitió mantener relativamente estables las alturas, en principio, estos resultados pueden no ser atribuidos a la existencia de marcadas diferencias en la proporción del crecimiento corriente cosechado por los animales. Esto sugiere que habría factores adicionales que podrían explicar el aumento en la cantidad de tejido perdido por senescencia en "agropiro alargado". Por ejemplo, además del efecto primario de la carga animal, es factible que la existencia de diferencias estacionales en el grado de acople entre las tasas corrientes de crecimiento y senescencia puedan explicar, al menos en parte, el tipo de contrastes previamente señalados (Lemaire & Agnusdei, 2000). Así, tal como fue puntualizado por Parsons (1988), debido a que los tejidos no mueren en el mismo momento en que son producidos, hay siempre un retraso antes de que una variación en la tasa de crecimiento se manifieste en una variación equivalente en la tasa de tejido senescente. En este sentido, durante Otoño/2001 las hojas que aportaron al flujo de senescencia se formaron y crecieron bajo las condiciones ambientales de fin de verano, probablemente más favorables para la elongación foliar que las del otoño (particularmente en términos de temperatura). Esto pudo, a su vez, determinar que las mismas fueran relativamente más largas que las hojas que aportaron al crecimiento corriente del período otoñal. Los factores que determinan un desfase temporal entre crecimiento y senescencia fueron tratados por varios autores en términos de morfogénesis foliar (Robson et al, 1988; Lemaire & Chapman, 1996) y balance de carbono de la pastura (Parsons, 1988). Las razones de los mayores incrementos en la tasa de senescencia por macollo observados en "agropiro alargado" durante los períodos primaverales respecto de aquellos encontrados por Cordero (1996) en "festuca alta" resultan menos claras de explicar.

De una perspectiva práctica, resultados anteriores sugieren que bajo condiciones de clima fluctuante, como la transición entre estaciones, el grado de control de los flujos de senescencia a través del manejo de la pastura podría ser relativamente bajo en comparación con situaciones de corto plazo y condiciones ambientales suficientemente estables como ciertos casos de la bibliografía (v.g. Bircham y Hodgson, 1983).

6.2.3. Tasa de elongación neta de láminas

El efecto general de las tasas de elongación y senescencia de láminas por macollo sobre la tasa de elongación neta fue similar entre períodos experimentales (Figura 15), tendiendo a decrecer con el incremento del estado de la pastura (indicado por la biomasa de láminas en la figura de referencia). Los balances más favorables en los tratamientos BA se registraron en Primavera/2003 (del orden del 60%) y en la Primavera2000/"subperíodo-seco" (del orden del 48 al 70%). En el resto de las situaciones las tasas de elongación neta por macollo no superaron el 30%, llegando inclusive a valores nulos o negativos en Otoño/2001. Estos resultados revelan, por un lado, que en las pasturas evaluadas el incremento en el estado no redundó en suficientes beneficios en términos de elongación foliar por macollo como para compensar los altos valores de senescencia registrados. En parte, como fuera sugerido previamente en el punto "Morfología de los macollos", ello podría deberse a que esta especie, cuando desarrolla en altura durante la primavera, particiona una alta proporción de los asimilatos a las fracciones vaina y/o tallo en detrimento de la elongación de láminas.

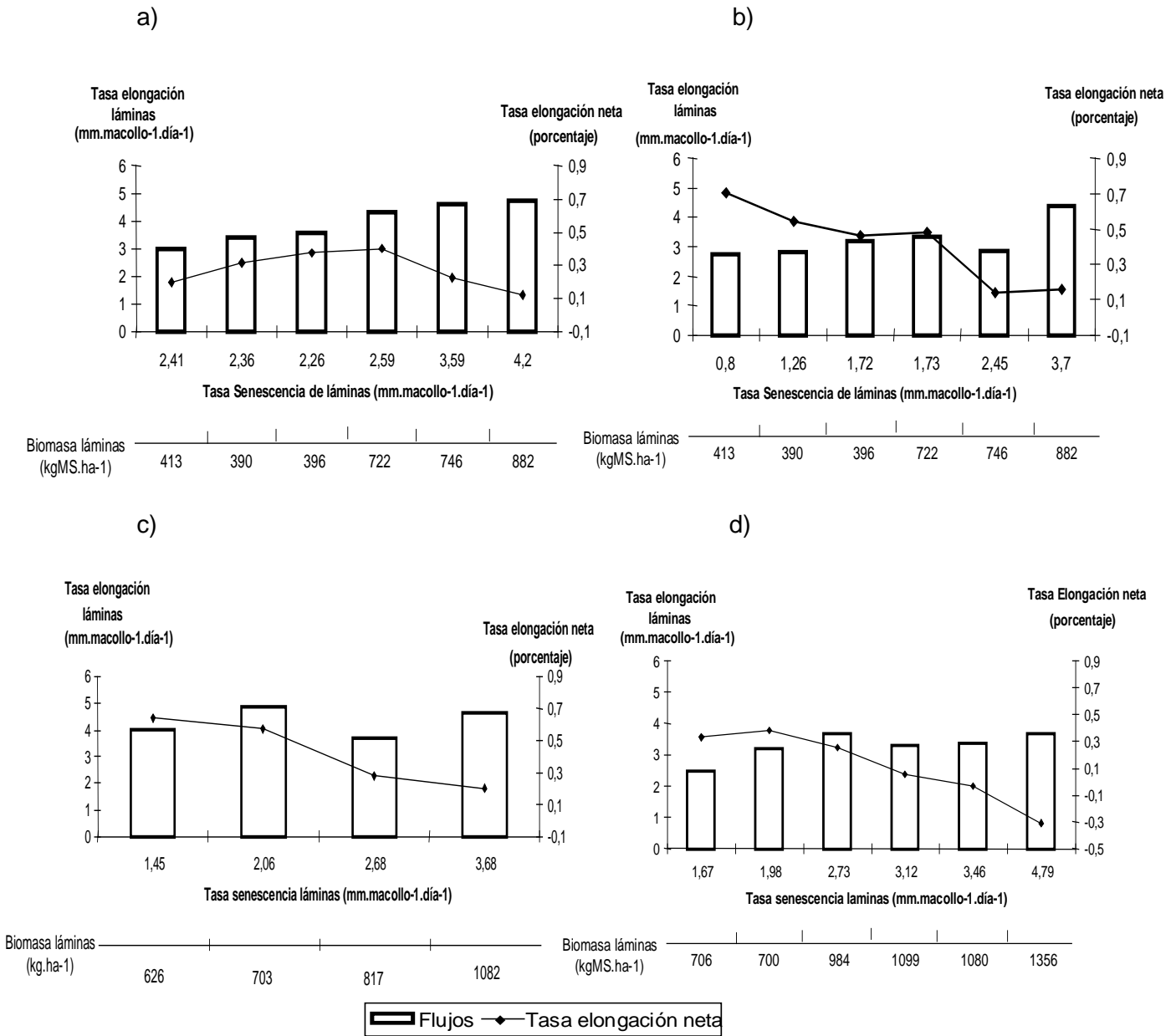


Figura 15 Relación entre Flujos de tejido (crecimiento y senescencia) y la variación porcentual del Crecimiento neto en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos, durante los períodos experimentales a) Primavera 2000/subperíodo-húmedo, b) Primavera 2000/subperíodo-seco, c) Primavera/2003 y d) Otoño/2001

6.3. Estado de la pastura y flujos de tejido foliar por hectárea

Los flujos de tejido por unidad de superficie para una especie dada es el producto de la densidad poblacional de individuos y el flujo de tejido de los macollos individuales. Bircham and Hodgson (1983) describieron el efecto del incremento de las condiciones de estado de la pastura (altura, IAF y biomasa) sobre los flujos de tejido en "raigras perenne" pastoreado continuamente, usando diferentes funciones matemáticas: cuadrática inversa para crecimiento de forraje y lineal para senescencia de láminas. En ese trabajo, la principal disminución en las tasas de crecimiento, se estimaron con incrementos en valores de IAF comprendidos entre 2 y 3, donde más del 80% de la radiación solar incidente es supuestamente interceptada (Hodgson et al, 1981). La máxima tasa de crecimiento predicha, de alrededor de 120 kgMS.ha⁻¹, es ampliamente coincidente con observaciones obtenidas por diferentes autores para pasturas de "raigras perenne" continuamente pastoreadas con ovejas (Grant et al, 1983) o vacunos (Binnie & Chestnut, 1994) bajo adecuadas condiciones agronómicas. Mazzanti et al. (1994) trabajando con dos cultivares de "festuca alta" pastoreada continuamente con ovejas bajo condiciones nutricionales adecuadas (360 kg N.ha⁻¹.año⁻¹), observó tasas de crecimiento en el orden de los 100 kg MS.ha⁻¹ para IAF's comprendidos entre 1,4 y 2,8. Estos resultados concuerdan con las tasas de crecimiento registradas en la literatura para "raigras perenne" dentro de un rango comparable de niveles de IAF de la pastura (Bircham and Hodgson, 1983; Grant, et al, 1983; Laidlaw and Steen, 1987). Estos autores también registraron una disminución en la tasa promedio de crecimiento de alrededor de 30% para niveles moderados de fertilización con nitrógeno (160 kg N.ha⁻¹.año⁻¹).

La asociación entre las tasas de crecimiento de forraje y estado de la pastura en "agropiro alargado" fueron descritas usando una ecuación cuadrática inversa, como la propuesto por Bircham and Hodgson (1983) (figura 16). Las máximas tasas de crecimiento de láminas por unidad de superficie estimadas para las distintas estaciones estuvieron entre 34, 25, 31 y 25 kgMS.ha⁻¹.día⁻¹ para Primavera2000/"subperíodo-húmedo" y "subperíodo-seco", Primavera/2003 y Otoño/2001, respectivamente. Las relativamente bajas tasas de crecimiento observadas en este trabajo en comparación con aquellas obtenidas en los trabajos previamente citados realizados en "raigras perenne" y "festuca alta" son atribuibles, en alto grado, al amplio contraste en términos de disponibilidad de nutrientes (principalmente nitrógeno) y de ambiente edáfico.

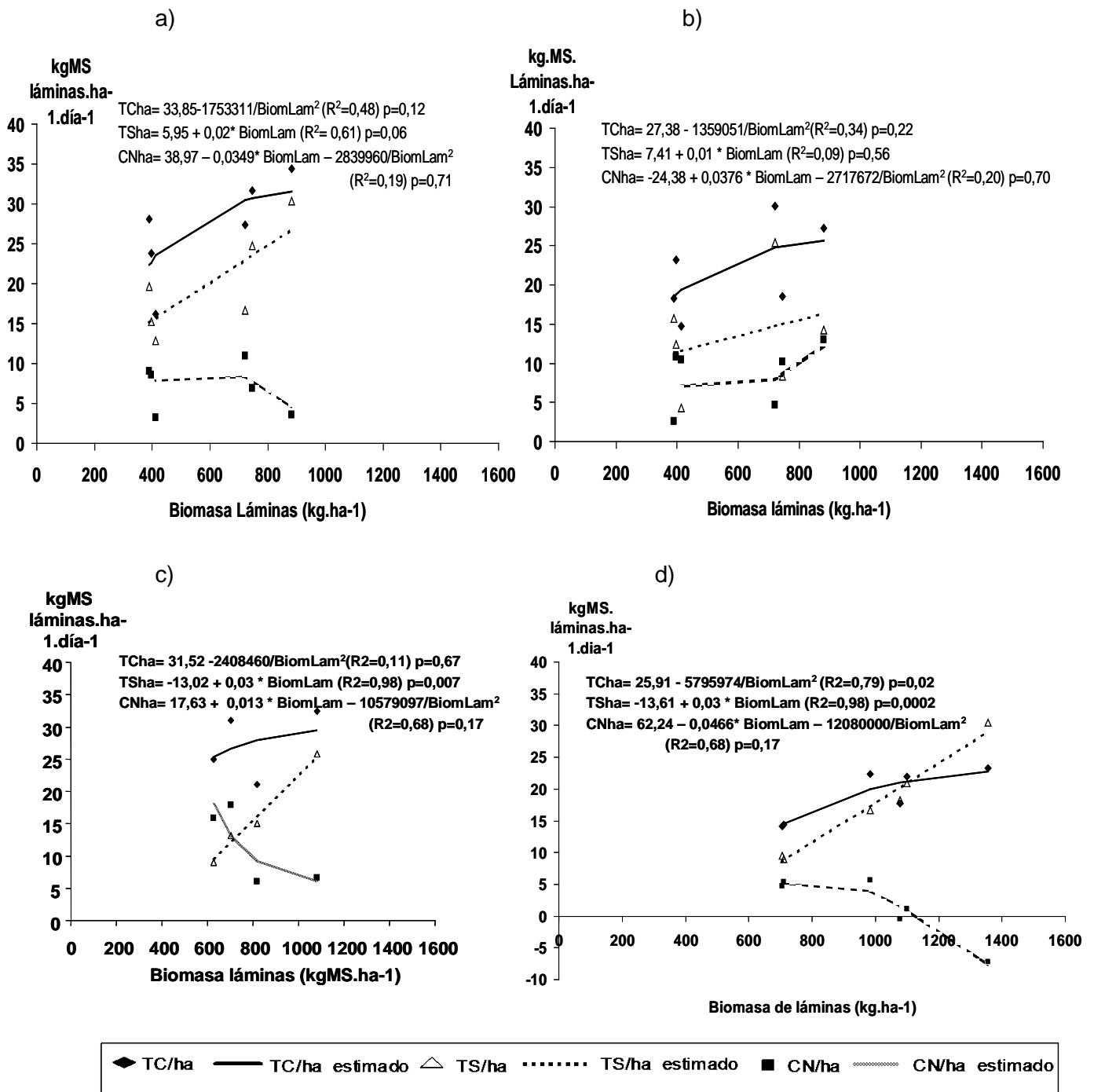


Figura 16: Relación entre Biomasa de láminas (kg MS.ha⁻¹) y la Tasa de Crecimiento Bruto (kg MS.ha⁻¹.día⁻¹), senescencia (kg MS.ha⁻¹.día⁻¹) y Tasa de Crecimiento Neto (kg MS.ha⁻¹.día⁻¹) en pasturas de “agropiro alargado” bajo pastoreo continuo y carga variable de vacunos durante los períodos experimentales a) Primavera 2000/ ‘subperíodo-húmedo’, b) Primavera 2000/ ‘subperíodo-seco’, c) Primavera/2003 y d) Otoño/2001

La tasa de senescencia por unidad de superficie (Cuadro 13) se incrementó linealmente con incrementos en el estado de la pastura (Figura 16). Esta respuesta lineal es coincidente con los resultados informados en la literatura para "raigras perenne" (Bircham y Hodgson, 1983; Grant et al., 1983; Binnie y Chestnut, 1994) y festuca alta (Mazzanti et al., 1994; Cordero, 1996) bajo pastoreo continuo

Excepto en Primavera2000/"subperíodo-seco", la proporción promedio del tejido foliar perdido hacia senescencia tendió a incrementarse con el aumento del estado de la pastura: 0,64 - 0,89 - >1 en Otoño/2001; 0,67 - 0,70 - 0,83 en Primavera2000/"subperíodo-húmedo" y 0,40 - 0,70 en Primavera/2003. En primavera2000/"subperíodo-seco" la tendencia fue inversa, con valores de 0,70 - 0,57 - 0,49 con el aumento en el estado de la pastura. Los resultados muestran que, en general, las proporciones promedio del crecimiento corriente que se perdieron vía senescencia fueron altos comparados con valores registrados en la literatura por Bircham and Hodgson (1983) and Binnie and Chestnut (1994) para pasturas de "raigras perenne" mantenidas a IAF's debajo de 3 en pastoreo continuo (tasa de crecimiento/tasa de senescencia < 0,30). Este tipo de diferencia ilustra que sistemas de pastoreo extensivo basados en pasturas de baja productividad son, adicionalmente, sistemas de baja eficiencia en términos de utilización de forraje. En tal sentido, las elevadas tasas de crecimiento por hectárea encontradas en las experiencias con "raigras perenne" (previamente discutido en el texto) en relación con las registradas en "agropiro alargado" necesariamente estuvieron asociadas con diferencias concomitantes en términos de la carga animal necesaria para mantener estados equivalentes de las pasturas. Los altos niveles de senescencia pueden atribuirse, en alto grado, al hecho de que la probabilidad de que una porción de lámina foliar sea defoliada antes de senescer, disminuye con la reducción de la carga animal (Mazzanti and Lemaire, 1994; Lemaire and Agnusdei, 2000). En este sentido, bajas cargas comparadas con altas cargas generalmente se asocian con bajas frecuencias de defoliación de los macollos (Hodgson and Ollerenshaw, 1966; Wade et al, 1989) y, por lo tanto, con mayores probabilidades de que los eventos de defoliación que recibe un macollo promedio excedan la vida media de las hojas y, por ende, de que muchas láminas no lleguen a ser defoliadas durante dicho período.

El marcado grado de insensibilidad en las tasas de crecimiento neto en un amplio rango de estados de la pastura encontrada generalmente en la literatura tanto para "raigras perenne" como para festuca alta contrasta en varios aspectos a los resultados obtenidos en este trabajo. El rango de estados de la pastura donde la tasa

de crecimiento neto se mantuvo aproximadamente entre 0,9 y 1,0 del máximo valor fue estrecho en todos los períodos, cayendo por debajo de dicho nivel de referencia con biomásas de láminas mayores a 900-1000 kg MS.ha⁻¹. La excepción fue Primavera2000/"subperíodo-seco", período que mostró una tendencia inversa a la esperada y donde el crecimiento neto máximo se registró en el estado de pastura más alto. A pesar de esa tendencia, podría aceptarse que el crecimiento neto de ambas Primaveras2000 fue relativamente estable en comparación con el resto de los períodos evaluados. La alta sensibilidad en la tasa de crecimiento neto observada en "agropiro alargado" en Otoño/2001 y Primavera/2003 es equivalente a la encontrada en "cebadilla criolla" por Xia et al. (1994). De manera similar a lo observado en la presente experiencia, la inestabilidad en dicha especie se asoció con una baja plasticidad de la especie en términos de compensación tamaño/densidad de macollos. Finalmente, los resultados sugieren que "agropiro alargado" presentaría una menor adaptación a variaciones de manejo en comparación con "raigras perenne".

7. CONCLUSIONES

- El incremento del estado de las pasturas (altura y sus variables asociadas: IAF, biomasa de láminas y biomasa total) se asoció con un aumento numérico en las tasas de elongación y de senescencia de láminas por macollo.
- El efecto positivo del incremento en el estado de las pasturas sobre las tasas de crecimiento y senescencia de láminas por unidad de superficie fue adecuadamente descrito por las funciones matemáticas propuestas originalmente para pasturas de raigras perenne por Bircham y Hodgson (1983). (cuadrática inversa y lineal, respectivamente).
- No pudo verificarse una disminución de la densidad de macollos con el aumento del estado de las pasturas. Por ende, el efecto positivo de dicho aumento sobre las tasas de crecimiento y senescencia por unidad de superficie estuvo determinado casi exclusivamente por un incremento concomitante en el tamaño de los macollos.
- No pudo verificarse que el efecto positivo del incremento del estado sobre la tasa de senescencia de la pastura fuera de mayor magnitud en otoño respecto de la primavera.
- En cambio, pudo verificarse que en otoño, en comparación con ambas primaveras, la proporción de tejido de láminas que siguió la vía de la senescencia respecto del crecimiento fue mayor. Adicionalmente, las proporciones observadas en todos los períodos experimentales fueron altas en comparación con los valores registrados en la literatura para pasturas de raigras perenne (v.g. Bircham y Hodgson, 1983; Binnie y Chestnut, 1994).
- Bajo las condiciones de la presente experiencia “agropiro alargado” mostró baja plasticidad morfológica en términos de tamaño y crecimiento por macollo y de densidad poblacional frente a variaciones en el estado de las pasturas.

- Las tasas de crecimiento neto de láminas por unidad de superficie en Otoño/2001 y Primavera/2003 no se mantuvieron estables en el rango de estados evaluado, mostrando una fuerte caída con el incremento de los mismos.

Se propone que los altos niveles de senescencia en comparación con las tasas de crecimiento corriente son indicativos de un desacople entre ambos flujos de tejido debido a variaciones climáticas durante los períodos en que ambas masas de tejido fueron formadas.

En el caso de Primavera la variación de las tasas de crecimiento neto reflejarían una alta asignación de asimilatos a la fracción vainas en detrimento de la tasa de elongación de láminas por macollo.

- Contrariamente, en Primavera/2000 la tasa de crecimiento neto mostró una marcada estabilidad entre tratamientos.

Esta tendencia no estuvo asociada a compensaciones entre tamaño y densidad de macollos, como lo propone el modelo de Bircham y Hodgson (1983), y al igual que en Otoño/2001 puede ser indicativa de desacople entre crecimiento y senescencia.

8. BIBLIOGRAFIA

- AGNUSDEI, M.** (1999) Analyse de la dynamique de la morphogenese foliare et de la defoliation de plusieurs especes de graminees soumises a un paturage continu dans une comunaute vegetale de la Pampa Humide (Argentine). These de Doctorat, Institut Polytechnique de Lorraine, Nancy, France. 99 p.
- AGNUSDEI, M and ASSUERO, S.** 2004. Leaf tissue flows under grazing and sward structure of different temperate forage grasses in the Humid Pampa of Argentina. International Congress of Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. Curitiba. Parana. Brasil. CD. 48 p.
- AGNUSDEI, M and WADE, M.** 2002. Factores del crecimiento y del manejo que determinan la estructura de las pasturas. In: Valle, I. eds. Bases para el manejo del Pastoreo. Asociación Argentina de Producción Animal. CD-rom 11 p.
- ANSLOW, R.C.** 1966 The rate of appearance of leaves on tillers of the gramineae. *Herbage abstracts* 36 (3): 149 – 155.
- AROSTEGUY J.C.** 1982. The dynamics of herbage growth and utilization in a sward grazed by cattle and sheep. Ph.D. Thesis; University of Edinburgh. 268 p.
- ASSUERO, S.** 1998. Mediterranean and temperate tall fescue: physiological and morphological response to water deficit, and the effect of nitrogen on winter and early spring field performance under grazing. Thesis Doctor of Philosophy, Massey University. New Zealand. 219 p.
- BAKER A.M., and YOUNGER A.** 1987. Factors affecting the leaf extension rate of perennial ryegrass in spring. *Grass and Forage Sci.* 42: 381-390
- BARTHAM, G.T. and GRANT, S.A.** 1984. Defoliation of ryegrass dominated swards by sheep. *Grass and Forage Sci.* 39: 211-219.
- BERTIN, O.D., AROSTEGUY, J.C., SEVILLA, G.H. MARTIN, F. and LORENZO, M.S.** 1987. Demografía de hojas y macollos en agropiro alargado bajo diferentes sistemas de pastoreo. *Rev. Arg. de Prod. Anim.*, 7: 347-353
- BINNIE, R. C. and CHESTNUTT, D.M.B.** 1994. Effect of continuous stocking by sheep at four sward heights on herbage mass, herbage quality and tissue turnover on grass/clover and nitrogen fertilized grass swards. *Grass and Forage Sci.* 49: 192-202.
- BIRCHAM J. S.** 1981. Herbage growth and utilization under continuous stocking management. Ph.D. Thesis; University of Edinburgh., 300 p.
- BIRCHAM J. S. and HODGSON J.** 1983. The influence of swards condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. *Grass and Forage Sci.* 38: 323 – 331.

- BORRAJO, C.I.** 1998. Generación y expansión de órganos foliares de agropiro alargado en función del material genético y disponibilidad de nitrógeno. Tesis de Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata 75 p.
- BROCK, J.L. and FLETCHER, R.H.** 1993. Morphology of perennial ryegrass plants in pastures under intensive sheep grazing. *J. Agric. Sci. Cambridge*. 120: 301-310.
- CORDERO J.** 1996. Dinámica del crecimiento y eficiencia de utilización de una pastura de *Festuca arundinacea* Schreb bajo pastoreo continuo de ovinos. Tesis de Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata. 81 p.
- CURLL, M.L. and WILKINS, R.J.** 1982. Frequency and severity of defoliation of grass and clover by sheep at different stocking rates. *Grass and Forage Sci.* 37: 291-297.
- DAVIES, A.** 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *J. Agric. Sci.* 82: 165-172.
- DAVIES, A.** 1988. The regrowth of grass swards. In Jones, M.B. and Lazenby A. eds. *The Grass Crop*. London pp 85-127
- DAVIES, A. and THOMAS, H.** 1983. Rates of leaf and tiller production in a young spaced perennial ryegrass plant in relation to soil temperature and solar radiation. *Ann. of Botany* 57: 591-597
- EVANS P.S.** 1964 A study of leaf strenght in four ryegrass varieties. *New Zeal. J. Agric. Res.* 7: 508-513
- FAGUNDES J.L., S.C. DA SILVA, C.G. SILVEIRA PEDREIRA, A.F. SBRISSIA, R.A. CARNEVALLI, C.A. BRANDAO DE CARVALHO, L.F. DE MOURA PINTO** 1999. Índice de área foliar, interceptacao luminosa e acúmulo de forragem em pastagens de *Cynodon spp.* sob diferentes intensidades de pastejo. *Scientia Agricola*, 56 (4): 1144 – 1150.
- FRAME J.** 1981. Herbage mass. In: Hodgson J., Baker R., Davies A., Laidlaw A. and Leaver J. (Eds). *Sward Measurement Handbook*. The British Grassland Society, Reading, U.K., pp 39 - 69.
- GASTAL, F., BELANGER, G. and LEMAIRE,G.** 1992. A model of leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Ann. of Botany* 70, 437-442.
- GRANT S.A., BARTHAM G. T., TORVELL L., KING, J. and SMITH H.K.,** 1983. Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne* dominated swards. *Grass and Forage Sci.* 38 : 333-344.
- HODGSON, J.** 1985a. The significance of sward characteristics in the management of temperate sown pastures. In: 15^o International Grassland Congress Proceeding. The Science Council of Japan, Nishi Nasuno, Japan. pp 63-66.

- HODGSON, J.** 1985b. The control of herbage intake in the grazing ruminant. Proceedings of the Nutrition Society 44: 339-346.
- HODGSON, J.; BIRCHAM, J.; GRANT, A. and J. KING.** 1981. The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilization. H.F.R.O. pp 51 - 62
- HODGSON, J. and OLLERENSHAW, J.H.** 1969. The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set- stocked swards. J. British Grass. Soc. 24: 226 – 234.
- HODGSON, J. and WADE, M.H.,** 1978. Grazing management and herbage production. In: Grazing sward production and livestock output. British Grassland Society. Winter Meeting, pp 1.1 – 1.12.
- KING, J., LAMB, W. I.C. and MC GREGOR M.T.** 1979. Regrowth of ryegrass subject to different cutting regimes and stocking densities. Grass and Forage Sci. 34: 107-118.
- KING, J., SIM, E. M., and GRANT, S.A.,** 1984. Photosynthetic rate and carbon balance of grazed ryegrass pastures. Grass and Forage Sci. 39: 81-92
- LABREVEUX, M.E.** 1998. Morfogénesis de ocho especies forrajeras de la Pampa Húmeda Argentina. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata. 68 p.
- LIDLAW, A.S. and STEEN, R.W.J.** 1989. Turnover of grass laminae and white clover leaves in mixed swards continuously grazed with steers at a high and low N fertilizer level. Grass and Forage Sci. 44: 249-258.
- LANTINGA E. A.** 1985. Productivity of grassland under continuous and rotational grazing. PhD thesis. University of Wageningen. Netherlands. p 321.
- LATTANZI, F.A.; MARINO, M.A. and MAZZANTI, A.** 1997. Fertilizer nitrogen and morphogenetic response in *Avena sativa* and *Lolium multiflorum*. In: 18^o International Grassland Congress Proceeding. Canada, 7.3-7.4.
- LEMAIRE G.** 1985. Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) pendant l'hiver et le printemps: effect des facteurs climatiques. These d'État, Université de Caen. 96 p.
- LEMAIRE, G.** 1988. Swards dynamics under different management programmes. In: 12^o General Meeting of the European Grasslands Federation Proceedings. pp 7-22.
- LEMAIRE, G. and AGNUSDEI, M.** 2000. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, C. Nabinger and P. C. de F. Carvalho. eds. Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. CAB International, Wallingford, U.K., pp 265-287.

- LEMAIRE, G. and CHAPMAN, D.** 1996. Tissue flows in grazed plants communities. In: Hodgson, J. and Illius, A.W. eds. *The Ecology and Management of Grazing Systems*. CAB International, Wallingford, UK, pp 3-36.
- MC MEEKAN, C.P.** 1960. Grazing Management. In: 8^o VIII International Grasslands Congress Proceedings. Reading. U.K. pp 21-27.
- MALINOWSKI, D.P., HOPKINS, A.A., PINCHAK, W.E., SIJ, J.W. and ANSLEY, R.J.** 2003. Productivity and survival of defoliated wheatgrasses in the Rolling Plains of Texas. *Agronomy J.* 95: 614-626
- MATTHEW, C., ASUUERO, S.G., BLACK, C.K. and SACKVILLE HAMILTON, N. R.** 2000. Tiller dynamics of grazed swards. In: *International Symposium Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology Proceedings*, Curitiba, Paraná, Brasil. pp 109-133.
- MATTHEW, C., LEMAIER, G., SACKVILLE HAMILTON, N. R. and HERNANDEZ GARAY, A.** 1995. A modified self thinning equation to describe size/density relations for defoliated swards. *Ann. of Botany*, 76: 579-587.
- MAZZANTI A., and LEMAIER G.** 1994. Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue swards continuously grazed by sheep. 1- Herbage growth dynamics. *Grass and Forage Sci.* 49: 111 – 120.
- NELSON, C. J. and SLEEPER, D.A.** 1981. Using leaf area expansion rate to improve yield of tall fescue. In: 14^o International Grassland Congress Proceedings, Lexington, Kentucky. USA, pp 15-24
- NEUTEBOOM, J.H. and LANTINGA, E.A.** 1989. Tillering potential and relationship between leaf and tiller production in perennial ryegrass. *Ann. of Botany*, 63: 265-270.
- ONILLON, B., DURAND, J.L., GASTAL, F. and TOURNEBISE, R.** 1995. Drought effects on growth and carbon partitioning in a tall fescue swards grown at different rates of nitrogen fertilization. *European J. of Agronomy* 4: 91-99.
- ORR R. J., PARSONS A.J., PENNING P.D. and TREATCHER T.T.** 1990. Sward composition, animal performance and potential production of grass/white clover swards continuously stocked with sheep. *Grass and Forage Sci.* 45: 325-336
- PARSONS, A.J.** 1981. Carbon exchange and assimilation partitioning. In: Hodgson, J., Baker, R.D., Davies, A., Laidlaw A.S., And J.L. Leaver. eds. *Sward Measurements Handbook*. British Grassland Society. Hurley. pp. 209-227.
- PARSONS, A.J.** 1988. The effects of season and management on the growth of grass swards. In: Jones M. B. and Lazenby A. eds. *The Grass Crop*. Chapman and Hall Ltd. London. pp 129-173.

- PARSONS, A.J.** 1994. Exploiting resource capture-grassland. In: Monteith, J.L. and Unsworth, M.H. eds. Resource Capture in Crops. Nottingham University Press, Nottingham. pp 315-322
- PARSONS, A.J., LEAFE, E.L., COLLET, B. PENNING, P. D. and LEWIS, J.** 1983. The physiology of grass production under grazing. II. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously grazed swards. *J. Appl. Ecology* 20: 127-139.
- PARSONS, A.J. and ROBSON, M.J.** 1980. Seasonal changes in the physiology of S24 Perennial Ryegrass (*Lolium perenne* L.) 1. Response to leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Ann. of Botany*. 46: 435-444.
- PASCUET, M.** 2003. Dinámica del pastoreo de bovinos sobre una pastura de agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*) mantenidas a diferentes alturas durante Primavera y Otoño. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata. 80 pp.
- PEACOCK , J.M.** 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. II. Factors affecting seasonal differences. *J. Appl. Ecology*. 5: 575-590.
- PUEYO J.** 1996. Dinámica de crecimiento y utilización de pastizales naturales de la pampa deprimida bonaerense. Tesis de Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata 100 pp.
- ROBSON M.J., RYLE G.J.A., and WOLEDGE J.** 1988. The grass plant – its form and function. In: The Grass Crop. Jones M.B and Lazenby A. eds. Chapman and Hall Ltd, London. pp 25 – 83.
- RODRIGUEZ PALMA R.** 1998. Fertilización nitrogenada de un pastizal de la Pampa Deprimida: crecimiento y utilización del forraje bajo pastoreo de vacunos. Tesis de Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata 135 pp.
- SKINNER R.H. and NELSON C. J.** 1992. Estimation of potential tiller production and site usage during tall fescue canopy development. *Ann. of Botany*, 70: 493-499.
- TALLOWIN J.R.B., BROOKMAN, S. K. and SANTOS, G. L.** 1995. Leaf growth and utilization in four grasses species under steady state continuous grazing. *J. Agric. Sci. Cambridge*, 124: 403-417
- THOMAS H., NORRIS I.B.,** 1979. Winter growth of contrasting ryegrass varieties at two altitudes in mid-Wales. *J. Appl. Ecology*, 16, 553-565
- THORNLEY, J.H.M. and JOHNSON, I.R.** 1990. Plant and Crop Modelling. Clarendon Press, Oxford, 669 p.
- VICKERY P.J.** 1972. Grazing and net primary production of a temperate grassland. *J. Appl. Ecology*, 9: 307-314

- WADE, M.H.** 1979. The effect of severity of grazing by dairy cows given three levels of herbage allowance on the dynamics of leaves and tillers in sward of *Lolium perenne*. M. Phil. Thesis, University of Reading. England. 96 p.
- WADE, M.H.** 1991. Factors affecting the availability of vegetative *Lolium perenne* to grazing dairy cows with special reference to swards characteristics, stocking rate and grazing method. These de Doctorat, Universite de Rennes. France. 57 p.
- WADE, M.H., PEYRAUD, J.L., LEMAIRE, G. and COMERON, E.** 1989. The dynamics of daily area and depth of grazing and herbage intake of cows in a five day paddock system. In: 16^o International Grasslands Congress Proceedings. Nice, France. ACPF, Versailles, France, pp. 1111-1112.
- WOLEDGE, J.** 1977. The effects of shading and cutting treatments on the photosynthetic rate of ryegrass leaves. *Ann. of Botany*, 41 1279-1286.
- XIA, J.X., HODGSON, J. MATTHEW, C. and CHU, A. C.** (1990). Effect of spring and summer grazing management on tiller population and tissue turnover in a perennial ryegrass pasture. *New Zealand Grassland Association Proceedings*. 51: 119-121
- XIA, J.X., HODGSON, J. and CHU, A. C.** 1994. Effects of severity of grazing of tissue turnover in Matua prairie grass dairy pasture. *New Zeal. J. Agric. Res.* 37, 41-50