

**ENFOQUE MORFOGENÉTICO PARA MEJORAR LA MODELACIÓN BIOFÍSICA DE
LA CALIDAD NUTRITIVA DE PASTURAS**

Juan Ramón Insua

Trabajo de Tesis para ser presentado como requisito parcial para optar al Título de
DOCTOR en CIENCIAS AGRARIAS

PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS AGRARIAS

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA

Unidad Integrada Balcarce

Estación Experimental Agropecuaria Balcarce (INTA) - Facultad Cs. Agrarias (UNMdP)

Balcarce, Argentina.

Octubre 2018

**ENFOQUE MORFOGENÉTICO PARA MEJORAR LA MODELACIÓN BIOFÍSICA DE
LA CALIDAD NUTRITIVA DE PASTURAS**

Juan Ramón Insua



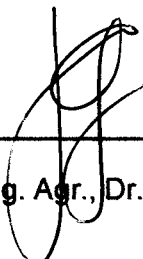
Germán Darío Berone, Ing. Agr., MSc., Dr.
Director de Tesis

Claudio Machado, Med. Vet., MSc., Ph. D.
Co-director de Tesis

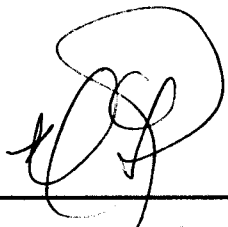
**ENFOQUE MORFOGENÉTICO PARA MEJORAR LA MODELACIÓN BIOFÍSICA DE
LA CALIDAD NUTRITIVA DE PASTURAS**

Juan Ramón Insua

Aprobada por:

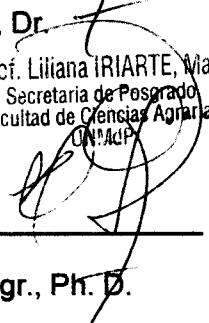


Julio Galli, Ing. Agr., Dr.



Daniel Grenón, Ing. Agr., Dr.

Prof. Liliana IRIARTE, Mag
Secretaria de Posgrado
Facultad de Ciencias Agrarias
UNMAP



Fernando Miguez, Ing. Agr., Ph. D.

Prof. Liliana IRIARTE, Mag
Secretaria de Posgrado
Facultad de Ciencias Agrarias
UNMAP

DEDICATORIA

A Mónica Agnusdei,
a quien tanto extraño,
con todos mis respeto, cariño y admiración.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecerles a todas las personas del departamento de Producción Animal, en especial al grupo de Pasturas y Nutrición por su apoyo, ayuda y consideración hacia mí.

A mis directores, Germán y Claudio, por la confianza brindada y el tiempo dedicado a mi formación académica.

A Santiago por abrirme las puertas de su casa en Estados Unidos y por todo el tiempo dedicado a mi formación.

A mi tío Carlos por su constante ayuda y consejos, incluso aquellos en “control de cambios”.

A Oscar Di Marco y Mónica Agnusdei, por formarme tanto en lo profesional como en lo personal, aún luego de retirados. Les agradezco profundamente por los numerosos mates en su casa, por su confianza y cariño.

A más de los 20 revisores que involucraron los manuscritos publicados durante el transcurso del doctorado que de alguna u otra forma mejoraron la calidad de este trabajo de tesis.

Le estaré eternamente agradecido a mi abuela, por ser mi primera maestra, la persona que me inculcó el valor del esfuerzo. Cosa que luego mis padres y Mónica me confirmaron con su ejemplo.

Para terminar, le dedico las últimas líneas a mi familia, la que me tocó, y la que elegí formar, por su apoyo y contención incondicional. A Macarena y Lola por ser las que pagan el costo del esfuerzo que conlleva todo este tipo de trabajo.

ÌNDICE

DEDICATORIA	iv
AGRADECIMIENTO	v
ÌNDICE GENERAL	vi
ÌNDICE DE TABLAS	ix
ÌNDICE DE FIGURAS	x
RESUMEN	xiii
ABSTRACT	xiv
1. INTRODUCCIÒN	1
2. REVISIÒN BIBLIOGRÁFICA	3
2.1. Calidad nutritiva de pasturas y <i>performance</i> animal	3
2.2. Factores que afectan la calidad nutritiva de las pasturas	4
2.3. Enfoque de evaluaciòn de la calidad nutritiva de pasturas	12
2.4. Modelos de simulaciòn de pasturas	14
2.5. Hipòtesis	18
3. OBJETIVOS	19
3.1. Objetivo general	19
3.2. Objetivos especìficos	19
4. MATERIALES Y MÉTODOS	20
4.1. Descripciòn del modelo	20
4.2. Datos de experimentos a campo	28
4.2.1. Sitios experimentales	28
4.2.1.1. Argentina	30
4.2.1.1.1. Exp.1 (Evaluaciòn de cultivares)	31
4.2.1.1.2. Exp.2 (Evaluaciòn de dos alturas de remanente)	31
4.2.1.2. Estados Unidos	32
4.2.1.2.1. Exp.3 (Evaluaciòn de remanentes en dos especies)	32
4.2.1.2.2. Exp.4 (Monitoreo del crecimiento de pasturas en potreros)	33
4.2.2. Mediciones de campo	34

4.2.2.1.	Morfogénesis foliar	34
4.2.2.2.	Calidad nutritiva	34
4.2.2.3.	Biomasa aérea acumulada	36
4.3.	Parametrización del modelo	36
4.4.	Evaluación del modelo	36
4.4.1.	Comparaciones con datos observados a campo	37
4.4.2.	Comparaciones con datos estimados por otros modelos	38
4.5.	Experimentos de simulación	38
4.5.1.	Argentina (Interacción entre frecuencia e intensidad de defoliación)	38
4.5.2.	Estados Unidos (Integración de modelos para pasturas en rotación)	39
5.	RESULTADOS	41
5.1.	Parametrización del modelo	41
5.2.	Evaluación del modelo	42
5.2.1.	Argentina	42
5.2.1.1.	Comparaciones con datos observados	42
5.2.1.2.	Comparaciones con datos estimados por DairyMod	47
5.2.1.3.	Análisis de sensibilidad	47
5.2.2.	Estados Unidos	50
5.2.2.1.	Comparaciones con datos observados	50
5.2.2.2.	Comparaciones con datos simulados por modelo de biomasa	54
5.3.	Uso del modelo	57
5.3.1.	Interacción entre frecuencia e intensidad de pastoreo	58
5.3.2.	Predicción en pastoreo rotativo	60
6.	DISCUSIÓN	65
6.1.	Enfoque del modelo	65
6.1.1.	Dinámica de la calidad nutritiva	65
6.1.2.	Efecto del genotipo	67
6.1.3.	Efecto del manejo de la defoliación	68
6.2.	Diferencias con otros modelos	70
6.3.	Uso del modelo	73

6.4. Implicancias de manejo del pastoreo	76
7. CONCLUSIONES	79
BIBLIOGRAFÍA	80

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Breve descripción de modelos biofísicos de crecimiento de plantas (MBC) utilizados en la bibliografía internacional para la simulación de pasturas.	14
Tabla 2. Modelos de crecimiento de plantas calibrados para pasturas de festuca alta creciendo bajo las condiciones de Balcarce con distintas disponibilidad de agua y nitrógeno en suelo.	15
Tabla 3. Variables usadas por el modelo.	21
Tabla 4. Parámetros del modelo MDP ajustado a valores promedios de dos cultivares de festuca alta observados en el Exp. 1.	41
Tabla 5. Variables morfogénicas foliares observadas y estimadas por el modelo MDP durante la vida foliar de rebrotes de festuca alta manejados a diferente altura de remanente.	42
Tabla 6. Análisis de sensibilidad de los valores estimados de digestibilidad de la materia seca (DMS), el número de hojas vivas (NHV) y el largo del pseudotallo ante cambios de $\pm 30\%$ el valor de los parámetros del modelo.	47
Tabla 7. Resumen estadístico de la performance de los modelos MDP y DairyMod para estimar la calidad nutritiva de rebrotes de festuca alta bajo dos alturas de remanente.	48
Tabla 8. Resumen estadístico de la performance del modelo MDP para estimar la longitud foliar, el estado de hoja, el contenido de fibra detergente neutro (FDN) y la digestibilidad de la FDN (DFDN) y de la materia seca (DMS) de pasturas de festuca alta y raigrás perenne bajo diferentes alturas de remanente durante rebrotes de primavera y verano del Exp. 3.	51
Tabla 9. Resumen estadístico de la performance del modelo MDP en comparación al modelo lineal NDFD-biomasa para estimar la digestibilidad de la FDN (DFDN, %) de rebrotes de festuca alta bajo tres alturas de remanente durante rebrotes de primavera y verano del Exp. 3.	54

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Diferencias entre las ganancias de peso vivo estimadas para un Novillo de 300 kg consumiendo pasturas con diferentes calidades nutritivas.	4
Figura 2. Representación esquemática del grado de importancia que reciben en la bibliografía las principales fuentes de pérdida de calidad nutritiva de las pasturas.	5
Figura 3. Representación conceptual para explicar el impacto individual y acumulativo de las principales fuentes de pérdida de calidad nutritiva de las pasturas.	6
Figura 4. Efecto de edad foliar sobre la fibra detergente neutro (FDN), la digestibilidad de la FDN (DFDN) y la materia seca (DMS) de hojas de dos cultivares de festuca alta.	9
Figura 5. Efecto del largo de lámina sobre la digestibilidad de la fibra detergente neutro (DFDN) para hojas recientemente expandidas de especies de gramíneas templadas y tropicales bajo diferentes manejos de la altura de remanente post-defoliación.	11
Figura 6. Diagrama de flujos del modelo.	21
Figura 7. Mapa de América que indica los dos sitios donde se llevaron a cabo los experimentos.	29
Figura 8. Datos históricos de precipitación mensual y temperatura media diaria para los dos sitios donde se llevaron a cabo los experimentos.	30
Figura 9. Datos observados y estimados por el modelo MDP durante el tiempo térmico del rebrote en pasturas de festuca alta manejadas con dos alturas de remanente	44

- Figura 10.** Datos observados y estimados por el modelo MDP durante el tiempo térmico de rebrotes de pasturas de festuca alta manejadas con dos alturas de remanente. 46
- Figura 11.** Valores de calidad nutritiva de hojas observados y estimados (a) y desvíos (estimado-observado) (b) para el mismo estado de hoja (H2, H3, H4). 50
- Figura 12.** Valores de estado de hoja (a), longitud de la lámina foliar (b) y digestibilidad de la materia seca (c) observados y estimados por el modelo MDP para pasturas de festuca alta y raigrás perenne durante los rebrotes de primavera y verano del Exp.3. 53
- Figura 13.** Valores de DFDN de hojas observados y estimados (a) y desvíos (estimado-observado) (b) de rebrotes de festuca alta bajo tres alturas de remanentes para valores estimados por el modelo MDP y el modelo lineal simple DFDN-biomasa. 56
- Figura 14.** Valores de DFDN de hojas observados (negro) y estimados por el modelo MDP en relación a la biomasa acumulada (kg MS/ha) (a); y desvíos (estimado-observado) en relación al tiempo térmico del rebrote expresado en GDC para el modelo MDP y el modelo lineal biomasa-NDFD (rojo) (b). 57
- Figura 15.** Variaciones en la DFDN estimadas para rebrotes de pasturas de festuca alta bajo diferentes alturas de remanente y cuatro intervalos de defoliación. 58
- Figura 16.** Salidas gráficas de simulación de la estructura morfológica de macollos de pastura al inicio de la senescencia foliar. 59
- Figura 17.** Combinaciones de alturas de remanente (cm) e intervalos de defoliación (hojas por macollo) requeridas para alcanzar valores nutritivos de pasturas alto, medio y bajo. 59
- Figura 18.** Principales salidas del sistema de modelos integrados para una fecha ejemplo. (a) La biomasa actualmente disponible y la digestibilidad de la MS (DMS, %) de cada potrero del tambo. (b) La biomasa post-pastoreo estimada y la biomasa pre-pastoreo pronosticada para la próxima fecha de pastoreo y su correspondiente DMS en el día de pastoreo. (c) El estado de

hoja (hojas por cultivar) y el número de días de la pastura pronosticado para alcanzar el objetivo pre-pastoreo. 62

Figura 19. Representación esquemática de la morfología y estado de hoja de los macollos simulados para festuca alta y raigrás perenne. 63

Figura 20. Valores de digestibilidad de la fibra detergente neutro (DFDN) de hojas simulados por el sistema de modelos integrados (SALUS&MDP) en relación a la biomasa acumulada de pasturas de raigrás perenne y festuca alta bajo sistema de pastoreo rotativo. 64

RESUMEN

La morfogénesis foliar de las plantas es la principal determinante de la dinámica de la calidad nutritiva de rebrotes de pasturas vegetativas. El objetivo del trabajo fue desarrollar un modelo de simulación de calidad foliar de pasturas de gramíneas, de base morfogenética, para integrar el efecto de la edad y el largo foliar sobre la digestibilidad en relación al manejo de la defoliación. El modelo se construyó y calibró con datos detallados de morfogénesis foliar, fibra detergente neutro (FDN), digestibilidad de la FDN (DFDN) y digestibilidad *in vitro* de láminas de festuca alta (*Festuca arundinacea* Schreb.). Luego el modelo se verificó con datos observados en pasturas de festuca alta (Argentina) y raigrás perenne (Estados Unidos) manejadas a distintas alturas de biomasa remanente y en distintas épocas del año. El modelo predijo más del 85 % de las variaciones de la calidad nutritiva de las pasturas debidas al efecto de diferentes alturas de remanente. En general, los estadísticos para las variables de calidad (FDN, DFDN y DMS) mostraron cuadrados medio de error $< 0,05$, $R^2 \geq 0,8$ y coeficientes de concordancia $\geq 0,8$. Una vez evaluado, el modelo fue usado *i)* individualmente para explorar las respuestas de calidad forrajera a una amplia gama de combinaciones entre la altura de remanente (2-15 cm) e intervalo de defoliaciones (1-5 hojas por macollo); y *ii)* en integración con un modelo de crecimiento de plantas previamente calibrado para la ayuda de toma de decisiones en el manejo del pastoreo rotativo de un tambo de Estados Unidos. Las variaciones en calidad durante el rebrote de pasturas vegetativas provenientes de diferente altura de corte se debieron principalmente a los cambios de DFDN con el largo y edad foliar. Los resultados indicaron que la consideración de la dinámica de DFDN en relación a la morfogénesis foliar permitió mejorar la predicción de la calidad nutritiva entre un ~80 y 13% en comparación con los modelos de pasturas seleccionados.

Palabras clave: morfogénesis, altura de remanente, DFDN, edad foliar, largo de lámina, modelos de simulación.

ABSTRACT

The leaf morphogenesis of plants is the most important determinant of the nutritive value dynamics in vegetative pasture regrowths. The aim was to develop a simulation model of the pasture nutritive value dynamics based on a morphogenetic approach that takes into account the effects of leaf age and leaf length on forage digestibility, in relation to defoliation management. The model was developed and evaluated with very detailed data from independent experiments on tall fescue (*F. arundinacea*), including descriptions of morphogenesis, neutral detergent fibre (NDF) and digestibility of NDF (NDFD) and dry matter (DMD) of leaf blades. The model simulated with high precision and accuracy the forage digestibility dynamics of pasture regrowths observed under different residual pasture heights during different growing seasons of two sites (Argentina and US). Main calculated statistics for NDF, NDFD and DMD were root mean square deviation < 0.05 , $R^2 \geq 0.8$ and concordance correlation coefficient ≥ 0.8 . The evaluated model was used *i*) to investigate the responses of forage nutritive value to several combinations of residual pasture heights (2-15 cm) and defoliation intervals (1-5 leaves per tiller); and *ii*) to integrate with a calibrated plant growth model as a decision support tool in the management of a rotational grazing system at US. Furthermore, the evaluated model quantifies the relevance of the NDFD as an explanatory variable to predict more than 85% of the DMD variations in pastures growing under different defoliation regimens.

Keywords: leaf morphogenesis, residual pasture height, leaf stage, NDFD, leaf age, leaf length, simulation model.

1. INTRODUCCIÓN

Una eficiente producción animal de base pastoril requiere maximizar la producción y utilización de las pasturas sin comprometer su calidad nutritiva. Los modelos de simulación biofísicos son una herramienta complementaria interesante para la investigación de campo (Bryant y Snow, 2008). No obstante, un aspecto crítico para la modelación de los sistemas pastoriles es la representación del crecimiento y calidad de las pasturas (Woodward y Rollo, 2002).

Dentro de modelos biofísicos desarrollados para sistemas de producción animal, se utilizaron diferentes estrategias para representar la calidad nutritiva de las pasturas de manera tal de poder incluir la interfaz planta-animal en las simulaciones. La mayoría de los modelos de pasturas son clima-dependientes que generan estimaciones de calidad nutritiva a través de parámetros bromatológicos de plantas, tales como nitrógeno (N), fibra detergente neutro (FDN) o digestibilidad de la materia seca (DMS), que acoplan directamente a la dinámica fenológica-productiva (e.g. Johnson *et al.*, 2008; McCall y Bishop-Hurley, 2003).

Estudios recientes han demostrado que la digestibilidad de la FDN (DFDN) de los tejidos foliares es la principal variable rectora de la calidad nutritiva durante el rebrote vegetativo de pasturas (Agnusdei *et al.*, 2012; Avila *et al.*, 2012; Di Marco *et al.*, 2013; Insua *et al.*, 2017). Estos minuciosos estudios a nivel de hoja coinciden en que la DFDN decrece continuamente durante todo el rebrote, y que dicha caída no está simplemente relacionada con la biomasa acumulada (Nave *et al.*, 2013), sino que también guarda estrecha asociación con la edad y el tamaño de las hojas que componen esa biomasa (Agnusdei *et al.*, 2012; Di Marco *et al.*, 2013; Chapman *et al.*, 2013; Groot y Neuteboom, 1997; Insua *et al.*, 2017, Insua *et al.*, en prensa). Trabajos en nutrición animal, adicionalmente, han resaltado la importancia que tienen pequeños incrementos en la DFDN sobre incrementos significativos en la DMS, consumo y producción animal (Oba y Allen, 1999, Mertens, 2009).

Debido a que el largo foliar y la edad son función de la interacción entre el manejo de la defoliación y los parámetros morfogenéticos tales como la tasa de aparición, de elongación y la vida media de las hojas (Lemaire y Chapman, 1996), se plantea como hipótesis que la inclusión de la dinámica de DFDN en función de la morfogénesis foliar en modelos de simulación permite mejorar las predicciones de digestibilidad durante los rebrotes vegetativos de pasturas de diferente estructura foliar y manejos del

pastoreo. Así, la integración de la edad y longitud foliar con la calidad nutritiva, particularmente la DFDN, en un modelo que explícitamente considere las variables de morfogénesis sería una herramienta importante para integrar en los modelos que simulan el crecimiento de pasturas. Este tipo de modelo de base morfogénica no solo aportaría un respaldo mecanicista y ecofisiológico a la estimación de la calidad del forraje, sino que también permitiría evaluar apropiadamente el efecto combinado del manejo del remanente de forraje pos-pastoreo y la frecuencia de defoliación (Chapman *et al.*, 2012; Insua *et al.*, en prensa), e incluso su posterior impacto en la respuesta animal a través del consumo y de la calidad de la dieta.

El objetivo de esta tesis fue desarrollar un modelo de calidad nutritiva de base morfogénica que estime las variaciones de digestibilidad durante el rebrote de pasturas vegetativas manejadas con diferente altura de remanente e intervalo de defoliación. Aunque este estudio se ha centrado en festuca alta por la disponibilidad de un cuerpo importante de información apropiadas para la modelación ecofisiológica, el trabajo proporciona claras evidencias de que los mismos principios mecanicistas podrían aplicarse a otras especies de gramíneas templadas y tropicales (Insua *et al.*, en prensa).

Para alcanzar este objetivo principal fue preciso lograr una serie de objetivos particulares abordados en los siguientes cinco artículos publicados/enviados recientemente a revistas incluidas en el Q1 de *Scientific Journal Ranking* (SJR):

1. *Leaf morphogenesis influences nutritive-value dynamics of tall fescue cultivars of different leaf softness*. Crop & Pasture Science, 2017, 68, 51–61
2. *Assessing and Modeling Pasture Growth Under Different Nitrogen Fertilizer and Defoliation Rates in Argentina and the United States*. Agronomy Journal, 2018b. (en revisión)
3. *Morphological, environmental and management factors affecting nutritive value of tall fescue*. Crop & Pasture Science. (en prensa).
4. *Modelling the nutritive value of defoliated tall fescue pastures based on leaf morphogenesis*. Agronomy Journal. 2018. (en revisión).
5. *Estimation of Spatial and Temporal Variability of Pasture Growth in Grazing Rotations Coupling UAV with Crop Simulation Models*. PloS one. 2018. (en revisión).

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. Calidad nutritiva de las pasturas y *performance* animal

La *performance* productiva de un animal en pastoreo está directamente relacionada a los kg MS de pastura consumida y a la DMS. Para el caso de las pasturas, tanto el consumo como la DMS están negativamente relacionados con el contenido de FDN del forraje (Van Soest, 1994). Trabajos en pasturas de gramíneas templadas como raigrás o festuca alta han reportado valores máximos de calidad nutritiva de hasta ~85% de DMS y ~35% de FDN (Milne *et al.*, 2001; Asay *et al.*, 2002; Cherney y Cherney, 2005; Chapman *et al.*, 2007). Con esos valores, y asumiendo un consumo máximo de FDN (sin regulación fisiológica) de 1,3% del peso vivo (Mertens, 1987), la máxima ganancia de peso vivo (GPV) teórica para un novillo de 300 kg asumiendo de que no existe saciedad energética sería de 2,2 kg PV/d (NRC, 2001). El mismo cálculo (NRC, 2001) para animales consumiendo una pastura con los máximos valores de calidad nutritiva (75% de DMS y 45% de FDN) medidos en experimentos de parcelas de festuca alta (Donaghy *et al.*, 2008), arroja un consumo estimado de 6,3 kg MS/d y una GPV máxima posible de 1,1 kg PV/d (Figura 1). Esos valores son superiores a los reportados en trabajos a campo con animales en pastoreo controlado de pasturas bajo buenas prácticas de manejo (Agnusdei y Di Marco, 2015) en el sudeste Bonaerense (Lattanzi *et al.*, 2007; Planisich *et al.*, 2012; Arnaude, 2012; Recavarren, 2012; Paván, 2012; Insua y Berone, 2016). En esos trabajos los animales alcanzaron GPV en el orden de los 0,6-1,1 kg PV/d, con los mejores promedios estacionales alrededor de los 0,9 kg PV/d. Las variaciones de GPV obtenidas a campo bajo buenas prácticas de manejo están principalmente explicadas por diferencias en categoría de animales y en las condiciones de manejo (principalmente carga animal), meteorológicas (temperatura y lluvias) y edáficas de cada localidad. Más allá de dicha variación, los valores promedios de GPV en pasturas bien manejadas difieren marcadamente del rango de 0,2-0,5 kg PV/d comúnmente obtenidos en el medio productivo de la misma zona (Rearte, 2007). Como caso extremo de baja *performance* animal se puede citar las pobres ganancias, o incluso las pérdidas, de peso debido a la baja calidad (45% DMS y 70% FDN) y consumo de forraje (4,8 kg MS/d) suministrado como forraje fresco o heno de pasturas cosechadas en estados avanzados del rebrote (Garciaarena, 1982; Gómez *et al.*, 1982; Mayland *et al.*, 1992; Santucho, 1993; Ricci, 2007).

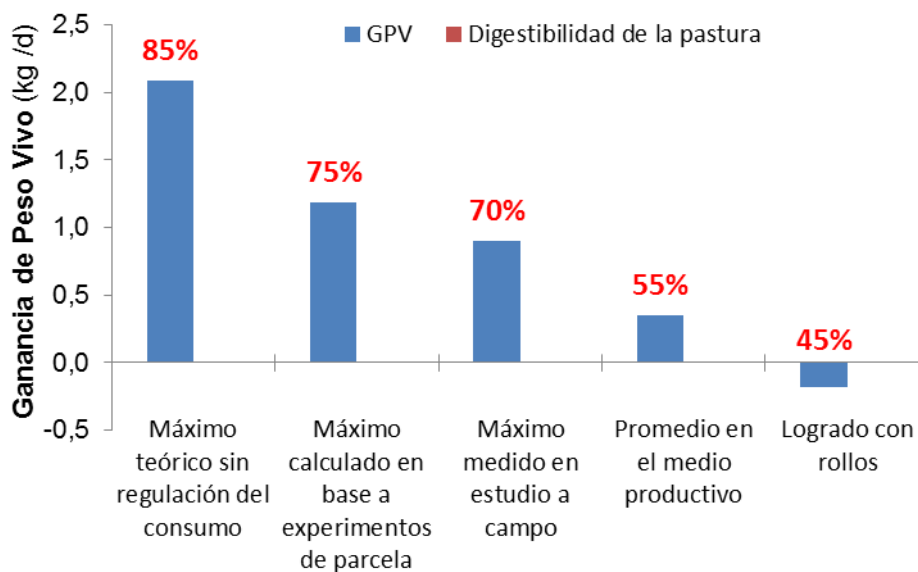


Figura 1. Diferencias entre las ganancias diarias de peso vivo (GPV) estimadas (NRC, 2001) para un novillo de 300 kg PV consumiendo forraje con diferentes digestibilidad. Los valores de digestibilidad se extrajeron de la bibliografía (*leer texto para más detalle*).

El estado actual de las brechas productivas resumido en esta sección a través de la ejemplificación con estimaciones de GPV de animales en pastoreo y datos reportados en la bibliografía, indican que a pesar de que festuca alta ha sido catalogada como una especie de pobre calidad (Crowder, 1955; Lassiter *et al.*, 1956; Jacobson *et al.*, 1957); puede alcanzar valores de 70-75% de DMS en estado vegetativo, con valores menores de 50% de FDN y contenidos de proteína superiores a 15% (Burns, 2009). Con esta calidad nutritiva se pueden obtener GPV del orden de 0,8-1,1 kg PV/día (Lattanzi *et al.*, 2007) y producciones de leche comparables a las obtenidas con pasturas en base a raigrás perenne (Chapman *et al.*, 2007). Estos datos indican que el desafío de reducir las brechas productivas de los sistemas de base pastoril requiere de mejorar la calidad nutritiva de las pasturas mediante el control de los principales factores que la afectan, sin afectar substancialmente el consumo animal. Es de esperar que dichas brechas, y por ende el potencial de mejora en producción, sean más importantes en especies como festuca alta donde la pérdida de calidad por manejos laxos del pastoreo puede llegar a valores muy inferiores (45% DMS y 70% FDN) a los obtenidos con pasturas como raigrás perenne.

2.2. Factores que afectan la calidad nutritiva de las pasturas

Los cambios de calidad nutritiva se describen generalmente en base a la DMS, variable que se usa como referencia para estimar la energía metabolizable (EM) del forraje. Los cambios en la DMS del forraje y las variaciones asociadas a diferentes genotipos, ambientes y manejos constituyen una problemática compleja debido a que son el resultado de diversos procesos (Chapman *et al.*, 2014) vinculados con el estado de desarrollo de la pastura (vegetativo/reproductivo), la excesiva acumulación de biomasa y las variaciones de peso y tamaño de sus diferentes fracciones (hoja/tallo), como así también la senescencia, envejecimiento y longitud foliar (Figura 2). Tal como lo señalan varios autores (Lemaire y Gastal, 1997; Groot *et al.*, 2003), la incidencia de estos factores sobre la calidad nutritiva son con frecuencia confundidos experimentalmente con efectos indirectos asociados al paso del tiempo, la acumulación de biomasa y al desarrollo fenológico de la pastura.

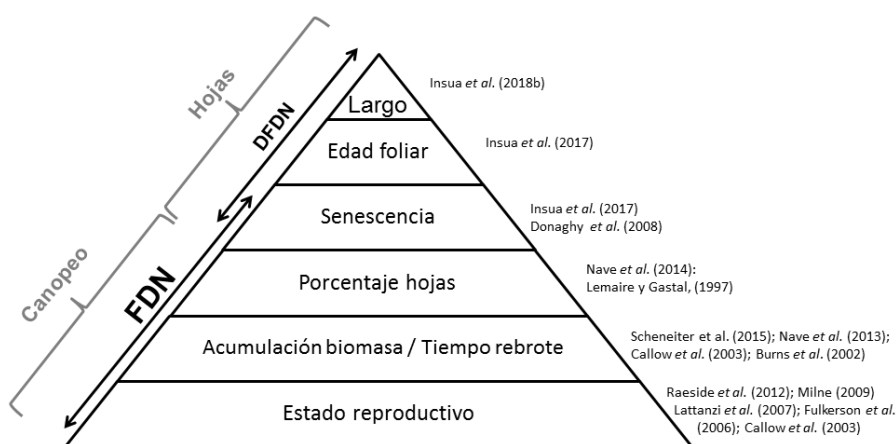


Figura 2. Factores que afectan la calidad nutritiva de las pasturas. Representación esquemática del grado de importancia como factores de estudio que reciben en la bibliografía las principales fuentes de pérdida de calidad nutritiva de las pasturas. A la derecha se muestran citas de trabajos de festuca alta publicados más recientemente y a la izquierda se representan la escala de estudio (a nivel de hoja o canopeo) y las variables explicativas de las variaciones de calidad nutritiva de las pasturas (FDN y/o DFDN).

Las pérdidas de calidad nutritiva de las pasturas están dadas principalmente por condiciones ambientales que generan estrés en las plantas y por inadecuados manejos del pastoreo (Chapman, 2014). La Figura 3 muestra el impacto productivo de los principales factores potencialmente controlables con el manejo del pastoreo que

afectan negativamente la calidad nutritiva de las pasturas (Figura 2) y que generan las brechas productivas inicialmente comentadas y esquematizadas en la Figura 1. El potencial de una pastura representado en la Figura 3 simboliza la máxima GPV posible o medida en pastoreo (NRC, 2001) correspondiente a la segunda barra de la Figura 1 que representa la máxima GPV calculada en base a datos de digestibilidad obtenidos en ensayos controlados de parcelas.

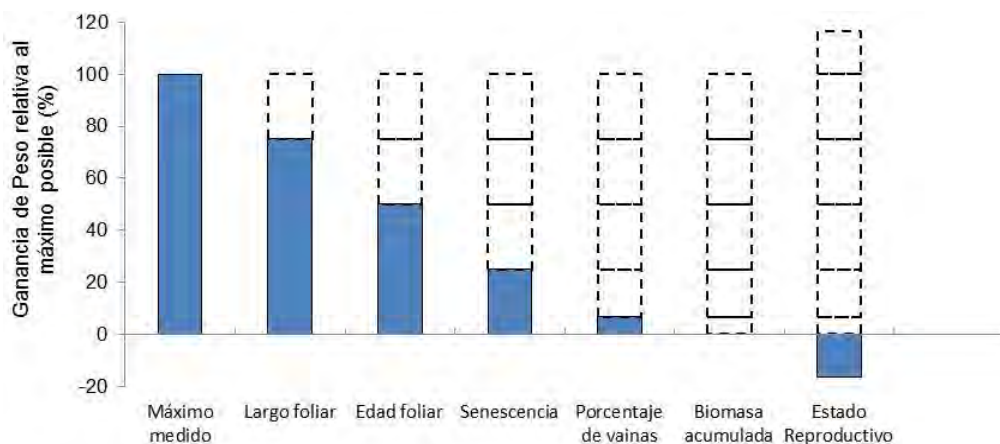


Figura 3. Representación conceptual en base a cálculos de requerimientos para animales de 300 kg PV (NRC, 2001) consumiendo pasturas con diferentes valores de digestibilidad (DMS) correspondientes a la Figura 1 para explicar el impacto individual y acumulativo de las principales fuentes de pérdida de calidad nutritiva de las pasturas. Para cuantificar la magnitud de cada fuente de pérdida de calidad se utilizaron valores de bibliografía. La barra azul corresponde a la segunda barra de la Figura 1.

La causa de mayor impacto sobre la pérdida de calidad nutritiva de las pasturas es la manifestación del estado reproductivo, la cual reúne todos los aspectos de la planta que hacen a los bajos valores potenciales de DMS que pueden alcanzar las pasturas bajo manejos de defoliación laxos (Figura 3). Para festuca alta, por ejemplo, la baja DMS y performance animal provienen de datos de pasturas encañadas por falta de control temprano de la manifestación de la floración en primavera (Burns *et al.*, 2002; Callow *et al.*, 2003; Fulkerson *et al.*, 2007; Burns, 2009; Milne, 2009; Raeside *et al.*, 2012; Scheneiter *et al.*, 2016). Es conocido que durante el pasaje al estado reproductivo las plantas aumentan la producción de órganos de baja calidad nutritiva como vainas, tallos e inflorescencias, acumulando así biomasa con baja proporción de láminas. Las estructuras de sostén poseen tejidos de baja DMS, con bajos contenidos de PB e hidratos de carbono solubles, y alto contenido de FDN (Groot y Lantinga, 2004). En comparación con las hojas, los tallos de gramíneas presentan mayor contenido de FDN y disminuyen su DMS con la edad muy rápidamente (Akin 1989, Buxton; Redfearn, 1997; Groot *et al.*, 2003). A su vez, las inflorescencias presentan menor calidad que las hojas (Chaves *et al.*, 2006); y las vainas de las hojas muestran

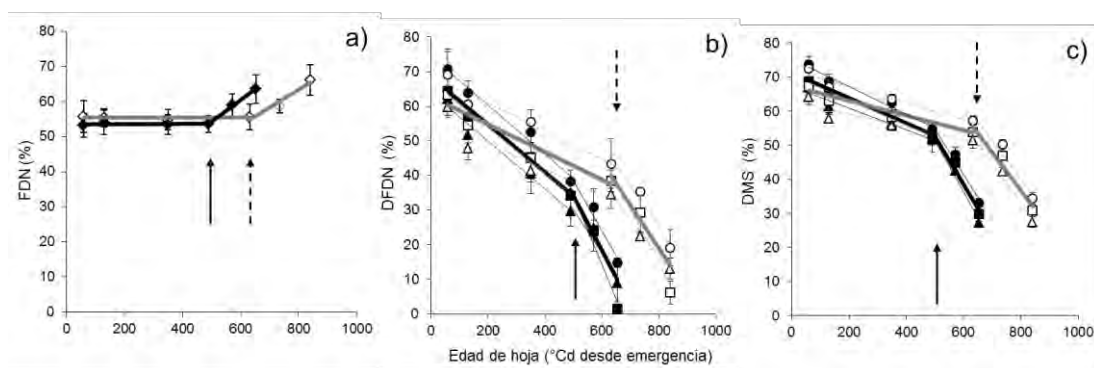
menor digestibilidad que las láminas (Buxton y Redfearn, 1997; Groot *et al.*, 2003). Debido a esto, la caída abrupta de la calidad nutritiva de la pastura durante el desarrollo del estado reproductivo está explicada en gran medida por la caída de la relación hoja/tallo (Chapman *et al.*, 2014) que produce un gran impacto negativo sobre el consumo y la performance animal (Figura 3).

La relación negativa entre la acumulación de biomasa y la calidad nutritiva de las pasturas ha sido señalada recurrentemente en los trabajos de evaluación de pasturas (Figura 2). Esta disminución de la calidad con la acumulación de biomasa aérea se da inevitablemente en las pasturas a medida que las plantas aumentan de tamaño y la cantidad de tejidos de sostén (Wilson, 1976b; Givish, 1982; Koppers, 1985, últimos dos citados por Werger *et al.*, 2002) manteniendo la funcionalidad estructural (Lemaire; Gastal, 1997) e hidrodinámica (West *et al.*, 1997). La mayor proporción de estructuras de sostén con el avance del rebrote trae aparejado una caída concomitante de la relación hoja/tallo en la biomasa (Lemaraie y Gastal, 1996). De esta forma, el aumento de tamaño estructural que ocurre durante un ciclo de rebrote como respuesta plástica de las plantas a la competencia por luz dentro del canopeo, implica que generalmente el efecto negativo de la acumulación de biomasa sobre la DMS de las pasturas esté relacionado al aumento del contenido de FDN con la caída del porcentaje de hojas (Nave *et al.*, 2013, 2014) y muchas veces confundido con los efectos concomitantes del paso de tiempo (Burns *et al.*, 2002; Callow *et al.*, 2003, Scheneiter *et al.*, 2015), la acumulación de tallos reproductivos (Milne, 2001; Raeside *et al.*, 2012; Scheneiter *et al.*, 2015) y/o material senescente (Donaghy *et al.*, 2008; Nave *et al.*, 2014). Este hecho puede observarse claramente para el caso de festuca alta, donde gran parte de la información de la literatura proviene de trabajos donde la manifestación del estado reproductivo no fue controlado y los rangos de valores promedio de FDN observados disminuyen desde ~35 hasta 65% de FDN (e.g. Burns *et al.*, 2002; Burns, 2009; Raeside *et al.*, 2012; Scheneiter *et al.*, 2015). Esto explica el común acuerdo que existe en la bibliografía en resaltar el gran impacto negativo que tiene el aumento de FDN sobre la baja DMS comúnmente asociada a festuca alta en estados avanzados del rebrote.

Para pasturas en estado vegetativo, los rangos más usuales de FDN observados para una amplia gama de especies de gramíneas bien manejadas, varían en el orden de los ~10 puntos porcentuales de FDN (e.g. rangos entre 30-40% en raigrás anual, Groot y Neuteboom, 1997; Chapman *et al.*, 2013; 45-55% en grama Rhodes, Agnusdei *et al.*, 2012; 50-60% en pasto ovilla, Duru; Ducrocq, 2002; 55-65% en festuca alta,

Donaghy *et al.*, 2008; Insua *et al.*, 2017; 46-56 en raigrás perenne, Insua *et al.*, en prensa). Estudios detallados a nivel de hoja han mostrado que durante el estado vegetativo de pasturas bien manejadas, el contenido de FDN permanece relativamente constante pero la DMS del rebrote disminuye considerablemente como consecuencia de cambios principalmente en la DFDN de las láminas que se producen (Figura 2). Originalmente estos estudios de base morfogénica se desarrollaron en *Lolium multiflorum* (raigrás anual, Groot y Neuteboom, 1997) y *Dactylis glomerata* (pasto ovillo, Duru y Ducrocq, 2002); y posteriormente se extendió el enfoque a otras especies como *Chloris gayana* (Gramma Rhodes, Agnusdei *et al.*, 2012), *Cenchrus ciliaris* (pasto salina, Avila *et al.*, 2010), *Thinopyrum ponticum* (agropiro alargado, Di Marco *et al.*, 2013), festuca alta Schreb. (Insua *et al.*, 2017, Insua *et al.*, en prensa) y raigrás perenne (Insua; Utsumi *et al.*, 2018a). Todos estos trabajos coinciden en que la variación de DFDN foliar guarda estrecha relación con la edad térmica y la longitud de las hojas (Figura 2).

Durante el estado vegetativo de una pastura, la producción de forraje está dada principalmente por la producción de hojas (Nelson, 2000). Las láminas de las hojas han recibido mayor atención, debido a su gran impacto en la producción animal, como consecuencia de ser la fracción más seleccionada y susceptible físicamente a ser defoliada por los animales. La calidad de las láminas durante el rebrote disminuye por tres causas: aumento de la edad durante la vida foliar (Groot y Neuteboom, 1997; Agnusdei *et al.*, 2012; Insua *et al.*, 2017), incremento del largo foliar entre las hojas sucesivamente aparecidas del rebrote (Di Marco *et al.*, 2013; Insua *et al.*, en prensa), y senescencia (Insua *et al.*, 2017). De estas tres causas, la senescencia es la principal fuente de pérdida de calidad foliar (Insua *et al.*, 2017) debido a que determina un aumento pasivo de FDN por translocación de compuestos solubles, y una caída de la DFDN (Figura 4).



Fi

Figura 4. Efecto de edad foliar sobre fibra detergente neutro (FDN, a), digestibilidad de la FDN (DFDN, b) y digestibilidad de la materia seca (DMS, c) de tres hojas consecutivas de dos cultivares de festuca alta (negro y gris). Las flechas indican el comienzo de la senescencia. (Insua *et al.*, 2017). En (a) cada símbolo representa valores promedios de tres hojas (sin diferencias significativas). En (b) y (c) cada símbolo representa la primera (círculo), segunda (cuadrado) y tercer hoja (triángulo) producida durante el rebrote.

La senescencia foliar (Figura 4) es la vía más importante de pérdida de calidad nutritiva del forraje en estado vegetativo (Insua *et al.*, 2017). En la mayoría de las gramíneas forrajeras, el comienzo de este proceso requiere acumular una suma térmica de entre 300 y 600 °Cd (considerando una temperatura base de 4°C), lo que implica acumular durante un rebrote de 2 a 4 hojas por macollo. Transcurrido ese lapso, las hojas formadas al comienzo del período de rebrote empiezan a exportar los compuestos solubles hacia las hojas más jóvenes. Esta exportación no solo conduce a un aumento pasivo del contenido de FDN (Figura 4a) sino que también incide en la pérdida de digestibilidad de los tejidos (Figura 4b y c). El aumento pasivo de FDN no involucra una deposición de fibra en la hoja, la cual solo ocurre durante la formación de la pared celular en la zona meristemática (Schnyder *et al.*, 1987; Maurice *et al.*, 1997), sino que se debe a un aumento relativo de las paredes celulares de los tejidos por exportación del contenido celular (Robson; Deacon, 1978). Desde un punto de vista práctico, el uso del número de hojas acumuladas por macollo (*leaf stage*) como pauta para definir el momento de pastoreo en sistemas rotativos, apunta a minimizar esta principal vía de pérdida de calidad nutritiva del forraje (Fulkerson; Donaghy, 2001). Para festuca alta el máximo intervalo de defoliación para evitar la caída abrupta de la calidad nutritiva con el inicio de la senescencia ha sido estipulado entre las 2-4 hojas por macollo (Donaghy *et al.*, 2008; Insua *et al.*, 2017), similar al de 3 hojas reportado para raigrás perenne (Fulkerson; Donaghy, 2001).

A pesar de los cambios en la estructura de la planta durante la acumulación de biomasa, las pasturas en estado vegetativo pierden calidad debido a un continuo ciclo

de envejecimiento de los tejidos foliares durante el recambio de hojas (Chapman *et al.*, 2004). Las causas de las pérdidas de DMS de las láminas que ocurren durante la vida de una hoja son el resultado de dos procesos principales: el proceso de senescencia previamente comentado y la pérdida de DFDN con la edad foliar (Figura 4b). La disminución de DFDN con la edad foliar se produce como consecuencia de los cambios físicos (Wilson; Mertens, 1995) y químicos (Akin, 1989; Jung; Allen, 1995; Buxton; Redfearn, 1997) que vuelven las paredes celulares de los tejidos menos digestibles.

Con respecto a los cambios químicos que sufren los tejidos durante la formación de la pared celular, la lignificación y la acumulación ácidos fenólicos son generalmente consideradas como los factores dominantes que limitan el grado de degradación de los polisacáridos de la pared celular (Satter *et al.*, 1999). Además de la deposición de lignina durante el engrosamiento de la pared, se producen uniones covalentes entre los polisacáridos y los monómeros fenólicos de la lignina a través de uniones ésteres (Satter *et al.*, 1999; Jung; Allen, 1995). Con respecto a los cambios físicos de la pared celular, Wilson y colaboradores (Wilson; Mertens 1995; Wilson; Kennedy, 1996) adjudican a las características anatómicas de las células un rol importante como barreras físicas a la degradabilidad de la pared celular. Wilson (1994) sostiene que tal vez las paredes gruesas de la fibra sean principalmente una limitación anatómica más que química. Las barreras físicas de la pared celular impiden el acceso de las enzimas de los microorganismos necesarios para la degradación. A medida que la pared se engrosa, disminuye la superficie específica de la célula con la consecuente disminución de la superficie de contacto necesaria para la adherencia de la microflora ruminal (Wilson; Mertens, 1995). Otra consecuencia de la organización física de las células es que impide la digestión del contenido celular y la pared potencialmente digestible (Wilson; Mertens, 1995).

Insua *et al.* (2017) estudiaron el efecto de la edad, o envejecimiento foliar, en tres hojas sucesivas de dos cultivares de festuca alta de diferente tipo de flexibilidad de hojas. Estos autores observaron una pérdida de la DFDN y DMS de las láminas con la edad foliar con un similar comportamiento para las sucesivas hojas. Esta disminución de la calidad se observó desde la emergencia de las láminas por fuera del pseudotallo (o tubo de vainas), continuando inclusive una vez finalizada la etapa de elongación. Estos resultados estuvieron en línea con los reportados en hojas de especies templadas -C3- (Groot; Neuteboom, 1997; Duru; Ducroq, 2002; Di Marco *et al.*, 2013;

Chapman *et al.*, 2013; Insua; Utsumi *et al.*, 2018a) y especies tropicales -C4- (Avila *et al.*, 2010; Avila *et al.*, 2012; Agnusdei *et al.*, 2012).

La otra fuente de pérdida de calidad de las pasturas es el aumento del tamaño de las hojas que ocurre de manera concomitante con el aumento de la biomasa acumulada. Recientemente Insua *et al.*, (en prensa) demostraron mediante un análisis cuantitativo a nivel de hoja y canopeo, como las diferencias en el largo de hojas producidas durante el rebrote pueden explicar las diferencias en calidad nutritiva entre pasturas creciendo bajo diferentes estaciones del año y manejos del pastoreo. En línea con ese estudio, trabajos a nivel de hoja de gramíneas templadas y tropicales coinciden en que el efecto negativo del largo foliar sobre la DMS son debidos a la pérdida de DFDN con el incremento del largo de lámina (Figura 5), sin cambios importantes en el contenido de FDN (Agnusdei *et al.* 2011; Di Marco *et al.* 2013; Insua *et al.*, 2017, Insua *et al.*, en prensa). Los autores de esos trabajos proponen que parte del leve incremento del contenido de FDN y la marcada disminución de DFDN de las láminas con el incremento del largo foliar es resultado de una mayor proporción de tejido estructural menos digestible (Wilson, 1976; Lemaire y Gastal, 1997) para poder soportar láminas más largas.

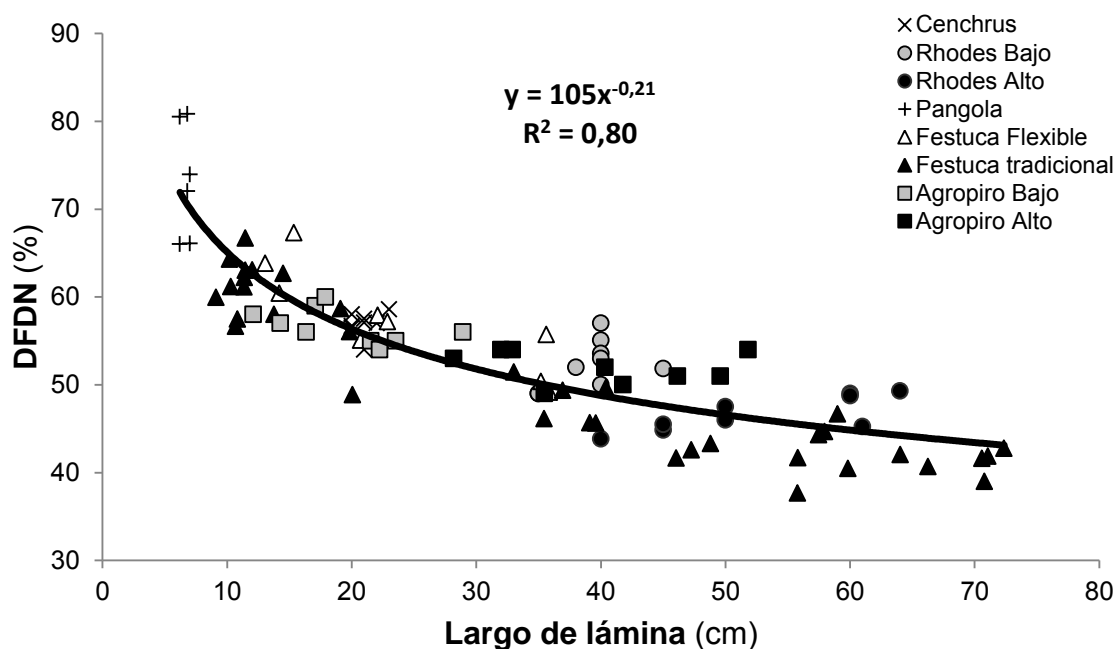


Figura 5. Efecto del largo de lámina sobre la digestibilidad de la fibra detergente neutro (DFDN) para hojas recientemente expandidas (aparición de la lígula) de especies de gramíneas templadas-C3 (Festuca alta, agropiro) y tropicales-C4 (Cenchrus, Gramas Rhodes, Pasto Pangola) bajo diferentes manejos de la altura de remanente post-defoliación (n = 93). Los datos fueron recopilados de Agnusdei *et al.*

(2009), +; Avila *et al.* (2010), x; Avila *et al.* (2012), ●○; Di Marco *et al.* (2013), ■□; Insua *et al.* (2017, en prensa), ▲△.

Como resumen de lo mencionado hasta ahora, los cambios en la calidad nutritiva del forraje constituyen una problemática compleja debido a que son el resultado de variaciones en la anatomía tisular y composición físico-química de las paredes celulares de las diferentes fracciones de la biomasa. Desde este punto de vista, la calidad de una pastura en estado vegetativo puede ser interpretada como el resultado de cambios en el peso y tamaño de las hojas de las plantas, las que inciden en la composición físico-química de la fibra (FDN y DFDN). Bajo esta perspectiva, los cambios de calidad son interpretados como una respuesta plástica (o de adaptación morfológica), de tipo fotomorfogenética (inducida por el ambiente lumínico dentro del canopeo), que se halla íntimamente ligada la dinámica de crecimiento y acumulación de biomasa con las variaciones de temperatura.

2.3. Enfoque de evaluación de la calidad nutritiva de pasturas

Cualquiera sea el factor en estudio (*e.g.* genotipo, ambiente, manejo de la defoliación), su efecto directo sólo puede estudiarse mediante trabajos detallados que permitan analizar los cambios en la contribución y calidad nutritiva de las diferentes fracciones morfológicas de la biomasa en función de la dinámica de crecimiento y envejecimiento de las mismas (Groot *et al.*, 2003). Este enfoque funcional, basado en el crecimiento como proceso rector de las variaciones en la calidad nutritiva del forraje, ofrece un marco analítico necesario para comprender los mecanismos morfogenéticos subyacentes en tales cambios (Insua *et al.*, 2017, Insua *et al.*, en prensa) y obtener información útil para explotar el potencial de la calidad nutritiva de las pasturas bien manejadas (Donaghy *et al.*, 2008; Nave *et al.*, 2013; Insua *et al.*, 2017).

La DMS es un parámetro que depende básicamente de dos atributos: el contenido de compuestos solubles (carbohidratos solubles y proteína), altamente fluctuantes con las condiciones ambientales como radiación solar, temperatura, disponibilidad de agua y nutrientes (Van Soest, 1994; Buxton; Redfearn, 1997; Fatichi *et al.*, 2013), y la DFDN. Éste último, es un atributo inherente a la conformación física (Wilson y Mertens, 1995; Wilson, 1997) y química (Jung, 1989; Akin 1989; Jung; Allen, 1995) de los tejidos vegetales que no es afectado por las fluctuaciones ambientales de corto plazo antes mencionadas, ni por la proporción de compuestos solubles como ocurre con la DMS (Oba y Allen, 1999). Adicionalmente, pequeños incrementos en la DFDN

se han asociado cuantitativamente con un incremento significativo de la DMS, consumo y producción animal (Oba y Allen, 1999).

Por lo expuesto, la DFDN es un parámetro clave para comprender las variaciones en la calidad del forraje (Nave *et al.*, 2013) y predecir la DMS de pasturas vegetativas donde solo se producen hojas. Como se mencionó en la sección previa, la DFDN de las hojas no es constante en las pasturas vegetativas, sino que decrece durante todo el período en que las hojas permanecen vivas. Insua *et al.* (en prensa) demostraron en un estudio detallado a nivel de hoja y canopeo que las diferencias entre rebrotes de festuca alta de diferente época y manejo de defoliación comparados al mismo estado de hoja se debían a diferencias en el largo y edad de los tejidos foliares, lo que a su vez estaba influenciado por la morfogénesis foliar y el largo del tubo de vaina.

Estudios a campo en pasturas de base de raigrás perenne (Chapman *et al.*, 2013) y en parcelas experimentales de festuca alta (Insua *et al.*, en prensa) han revelado la incidencia que tiene la morfogénesis sobre la calidad foliar de las pasturas en relación a las condiciones ambientales y de manejo de la defoliación. Los tres componentes de la morfogénesis de gramíneas, que son la tasa de elongación foliar, el intervalo de aparición de hojas y la vida media foliar, están genéticamente determinados y son afectados por las variaciones en las condiciones ambientales. A pesar de que variaciones en la luz, la temperatura, el agua y los nutrientes pueden afectar la morfogénesis foliar, la temperatura es, exceptuando condiciones ambientales extremas, la principal variable que explica los cambios en el largo y número de hojas (Lemaire y Agnusdei, 2000). Varios autores han demostrado que el manejo de la altura de pastoreo incide directamente sobre el largo de vainas de las plantas y consecuentemente sobre el largo foliar de las sucesivas hojas que se acumulan durante el rebrote (Skinner y Nelson, 1994; Duru y Ducrocq, 2002; Insua *et al.*, en prensa). En base a esta relación morfogenética entre el largo de vaina y lámina, es que se ha propuesto a la altura de vaina como un indicador a campo para controlar la calidad nutritiva de los rebrotes de pasturas (Duru y Ducrocq, 2002; Agnusdei *et al.*, 2012; Insua *et al.*, 2017). Trabajos recientes (Avila *et al.*, 2012; Di Marco *et al.*, 2013; Insua *et al.*, en prensa) han comprobado que manejos de pastoreo que reducen la altura del remanente (post-pastoreo) aumentan entre 5 y 10 puntos la digestibilidad de las pasturas debido a la generación de hojas más cortas y jóvenes durante el subsiguiente rebrote.

Según la información previamente analizada se puede concluir que las diferencias en calidad de las pasturas en estado vegetativo están asociadas a variables morfogénicas que controlan el crecimiento y tamaño de las hojas. Estos cambios no necesariamente implican mayor contenido de FDN sino una disminución de la digestibilidad de la FDN. A su vez, tanto la FDN como la DFDN están determinados en parte, por características intrínsecas de la especie o cultivar en la composición físico-química de sus tejidos, las cuales pueden optimizarse mediante el manejo de pastoreo que considere las variables morfogénicas que más influyen sobre la calidad. Dicho en otras palabras, la calidad de una pastura en estado vegetativo puede ser interpretada como el resultado de cambios en el tamaño y la edad de las hojas de las plantas, las que inciden en la FDN y DFDN de los tejidos. Este enfoque, el cual integra el crecimiento y la morfología foliar con la calidad de las pasturas, constituye la base para la modelación mecanicista de la calidad nutritiva del forraje y para su articulación con los modelos de crecimiento de pasturas existentes que no contemplan los cambios de DFDN con la edad y largo foliar.

2.4. Modelos de simulación de pasturas

Los modelos biofísicos de simulación de pasturas se sustentan en parámetros y funciones de diferente complejidad que asocian la producción de biomasa con factores edafo-climáticos (principalmente radiación, temperatura y contenido hídrico del suelo) y cuyo componente estocástico es generalmente introducido a través de información climática. Entre los modelos de simulación más utilizados para predecir el crecimiento de pasturas (Tabla 1), existe una gama que abarca desde aquellos cuya estructura está basada fundamentalmente en ecuaciones y factores derivados de datos empíricos (e.g. McCall y Bishop-Hurley, 2003; Nave *et al.*, 2013), hecho que limita su extrapolación (Håkanson, 1995), hasta los modelos de base mecanicista de tipo genéricos para cultivos (e.g. APSIM, McCown *et al.*, 1996; DSSAT, Jones *et al.*, 2003) o desarrollados específicamente para pasturas (e.g. GrazeGro, Barrett *et al.*, 2005; DairyMod, Johnson *et al.*, 2008).

Tabla 1. Breve descripción de modelos biofísicos de crecimiento de plantas (MBC) utilizados en la bibliografía internacional para la simulación de pasturas.

Modelo	Sub-modelos					Fuente
	Planta	Suelo	Animal	Manejo	Calidad	
DairyMod [§]	Pasturas	Mineralización Pool de C, N, P Balance de agua	Carne Leche Excretas	Fertilización Riego Remanente	DMS FDN PB	Johnson (2013)
McCall	Pasturas	Balance agua	NO*	Fertilización* Riego*	DMS Senescencia	McCall y Bishop-Hurley (2003)
APSIM	Genérico [§]	Mineralización Pool de C, N, P Balance de agua	NO#	Fertilización Riego Cosecha	NO#	McCown <i>et al.</i> (1996) # Bell <i>et al.</i> (2011) § Li <i>et al.</i> (2011)
DSSAT	Genérico	Mineralización Pool de C, N, P Balance de agua	NO	Fertilización Riego Remanente	NO	Jones <i>et al.</i> (2003)
SALUS	Genérico	Mineralización Pool de C, N, P Balance de agua	NO	Fertilización Riego Remanente	NO	Dzotsi <i>et al.</i> (2013)
IFSM*	Pasturas	Pool de N	Carne Leche Excretas	Fertilización Riego Pastoreo	FDN DFDN PB	Rotz <i>et al.</i> (2012)
GrazeGro#	Pasturas	Balance de agua	Carne Leche Reproducción	Fertilización	DMS FDN PB	Barrett <i>et al.</i> (2005)
DFDN- biomasa	Festuca alta	NO	NO	NO	DFDN	Nave <i>et al.</i> (2013)

*McCall puede integrarse con el Whole farm model desarrollado por DairyNZ; [§] APSIM: énfasis en cultivos de grano. [§]GRASP, AgPasture; * IFSM: Integra el sub-modelo GRASIM para gramíneas.

APSIM Puede estar integrado con GRAZPLAN que incluye herramientas de toma de decisiones como GrassFeed y GrazGro.

Para el caso particular de Argentina, el número de trabajos publicados de calibración y evaluación de modelos para el estudio de pasturas ha sido relativamente limitado durante el siglo pasado. Una de las principales razones de la escasa cantidad de trabajos se debe a la necesidad de contar con adecuados cuerpos de datos locales tanto para calibrar los modelos como para posteriormente evaluarlos. Esta información debe ser confiable en el nivel de escala y rango de condiciones (suelo, clima, planta, manejo) a las cuales se verificará los modelos de simulación (Woodward y Rollo, 2002). A pesar de esta dificultad, a partir de los últimos cinco años se ha observado un sostenido incremento en la calibración y evaluación de modelos de simulación para las principales forrajeras de Argentina como festuca alta (Berger *et al.*, 2014; Insua; Berone, 2017; Insua; Utsumi *et al.*, 2018b) (Tabla 2), raigrás anual (Ojeda *et al.*, 2016; Mattera *et al.*, 2017), grama Rhodes (Nasca *et al.*, 2017) y alfalfa (Ojeda *et al.*, 2016; Berone *et al.*, 2017).

Tabla 2. Modelos de crecimiento de plantas calibrados para pasturas de festuca alta creciendo bajo las condiciones edafo-climáticas de la estación experimental de Balcarce con distintas disponibilidad de agua y nitrógeno en suelo. Cuadrado medio de error (CME), error de predicción medio (EPM) y coeficiente de correlación de Pearson (r).

Modelos	Parámetros		Evaluación							Fuente
	calibrados		Media	Media	Desvío	CME	R ²	EPM	N	
	Planta	Suelo	Obs.	Simu.	Medio					
DairyMod	16	6	1984	1960	24	516	0,79	0,26	172	Berger <i>et al.</i> (2014)
McCall	3	2	1795	1900	-105	572	0,77	0,32	188	Insua; Berone (2017)
SALUS	15	8	2083	2047	36	648	0,73	0,32	229	Insua; Utsumi <i>et al.</i> (2018b)

*Para raigrás anual; § Para grama Rhodes; # alfalfa.

Valores estimados y observados iguales, corresponden a CME = 0; R² = 1; MPE = 0.

Dentro de la generalidad de modelos de simulación utilizados para pasturas (Tabla 1), algunos no tienen una lógica interna para predecir las variaciones de calidad nutritiva del forraje (e.g. APSIM). Sin embargo, la dinámica fenológico-productiva simulada por el modelo puede ser usada como plataforma para acoplar parámetros bromatológicos de la literatura u obtenidos *ad hoc* (v.g. Bell *et al.*, 2011). Algunos de ellos relacionan directamente parámetros de calidad nutritiva como digestibilidad o

proteína con la proporción de material vivo y muerto (e.g. McCall y Bishop-Hurley, 2003), estado nutricional de hojas y tallos (e.g. DSSAT model, Giraldo, 2001), categoría de hojas (e.g. APSIM, Bell *et al.*, 2011) o temperatura media y tiempo del rebrote (e.g. GrazeGro, Barret *et al.*, 2005). Un ejemplo claro de estimación de calidad nutritiva en base a relaciones empíricas es el simple modelo lineal entre biomasa y DFDN desarrollado por Nave *et al.* (2013) para festuca alta. En ese trabajo se concluye que el modelo lineal DFDN-biomasa permitiría estimar la calidad nutritiva de las pasturas de manera simple y relativamente confiable (± 5 puntos porcentuales de DFDN) a lo largo del año, permitiendo una adecuada toma de decisiones en el manejo del pastoreo intensivo de sistemas lecheros. Sin embargo, los autores de ese trabajo reconocen que dicha relación negativa entre biomasa y calidad nutritiva ($R^2=80\%$) se explicó por la correlación entre la maduración y envejecimiento de los tejidos con el avance del tiempo de rebrote.

Por su parte, los modelos de simulación que generan estimaciones de calidad nutritiva, tanto de base empírica como mecanicista, presentan una situación intrínsecamente similar a la anterior dado que el usuario debe definir los parámetros de calidad para inicializar la simulación (valores de entrada). Como ejemplos de valores de entrada requeridos podemos citar la DMS (McCall y Bishop-Hurley, 2003), rangos de %N en planta (DSSAT, Giraldo *et al.*, 2001), %N óptimo y DFDN (DairyMod, Johnson, 2013). El IFSM (Rotz *et al.*, 2012), incluye en su funcionamiento la curva de referencia de dilución de N propuesta por Gastal y Lemaire (2002) y calcula el contenido de FDN y la dinámica de DFDN en función de la temperatura y el tiempo térmico del rebrote desarrolladas empíricamente a partir de datos previamente tomados.

Para el caso particular del DairyMod, el cual fue satisfactoriamente calibrado y evaluado para las condiciones de Argentina (Tabla 2), el rasgo distintivo para predecir la calidad de las pasturas en crecimiento se basa en que el contenido de carbohidratos solubles (CHS) es un resultado de la simulación. Esto no sólo aporta respaldo mecanicista (ecofisiológico) a la estimación de un componente principal de la DMS, sino que a la vez reduce el número de variables de entrada y factores de corrección de carácter empírico. No obstante, esto no resuelve la inconsistencia de asumir como constantes al %N en planta y la DFDN. Respecto al primer aspecto, es bien sabido que el %N cae alométricamente con el aumento de biomasa (Gastal y Lemaire, 2002). Esta discrepancia, la cual fue recientemente señalada por Berger *et al.* (2014) como una limitación del modelo DairyMod, no sólo afectará la estimación del contenido de

proteína bruta, sino que a su vez traerá aparejado un sesgo concomitante en la estimación del contenido de FDN (complemento del contenido de compuestos solubles, Van Soest, 1994). En cuanto a la DFDN, tal como se explicó en la sección previa, este atributo no es constante sino que varía con la edad de los tejidos y con el largo foliar (Groot y Neuteboom, 1997; Agnusdei *et al.*, 2012; Di Marco *et al.*, 2013; Insua *et al.*, 2017, Insua *et al.*, en prensa). En consecuencia, la estimación de la DMS en las simulaciones del DairyMod tendrá dos fuentes de defecto: una a nivel de la estimación de los compuestos solubles debido al sesgo en la estimación del %N, y la otra a nivel de la cantidad de FDN digestible debido al sesgo en las estimaciones tanto del contenido de FDN como de su digestibilidad (DFDN).

2.5. Hipótesis

1. Los modelos de simulación de pasturas seleccionados para su evaluación no captan las variaciones en la dinámica temporal de la DMS de rebrotes asociadas a diferentes remanentes post-defoliación.
2. La modelación de la DMS a partir de la simulación con un modelo morfogenético de digestibilidad de pasturas mejora la predicción de la DMS de la biomasa de los modelos seleccionados.
3. La representación explícita de los efectos combinados de la edad y longitud foliar sobre la DFDN aumentan la capacidad predictiva de la DMS de las pasturas para distintos manejos de defoliación.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Integrar conocimientos sobre calidad nutritiva y morfo-fisiología de pasturas en modelos biofísicos de crecimiento de plantas para contribuir a mejorar las predicciones de la respuesta animal y las estimaciones de la situación ambiental de la ganadería de base pastoril.

3.2. Objetivos específicos

1. Cuantificar el efecto de los principales factores que afectan la dinámica de la calidad nutritiva de rebrotes de pasturas vegetativas bajo pastoreo.
2. Desarrollar un modelo morfogenético de digestibilidad de pasturas (MDP), que contemple la posibilidad de integración con los modelos biofísicos de crecimiento (MBC) seleccionados, para mejorar la bondad de sus predicciones originales en un rango amplio de condiciones ambientales y de manejo.
3. Estudiar y evaluar mediante simulación integrada (MBC & MDP) diferentes escenarios de crecimiento y de manejos de defoliación que ayuden al diseño de estrategias de manejo y a la identificación de necesidades de investigación.

El cumplimiento de estos objetivos se ha abordado en los siguientes artículos:

- i) "*Leaf morphogenesis influences nutritive-value dynamics of tall fescue cultivars of different leaf softness*". Crop & Pasture Science, 2017, 68, 51–61;
- ii) "*Morphological, environmental and management factors affecting nutritive value of tall fescue*". Crop & Pasture Science. (en prensa);
- iii) "*Modelling the nutritive value of defoliated tall fescue pastures based on leaf morphogenesis*". Agronomy Journal. 2018. (en revisión);
- iv) "*Estimation of spatial and temporal variability of pasture growth in grazing rotation coupling UAV with crop simulation models*". PLOS ONE. 2018. (en revisión);
- v) "*Assessing and modeling pasture growth under different nitrogen fertilizer and defoliation rates in Argentina and the United States*". Agronomy Journal. 2018b. (en revisión).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Descripción del modelo

Se desarrolló un modelo de digestibilidad de base morfogénica foliar (Modelo de Morfogénesis y Digestibilidad de Pasturas en adelante “MDP”) para estimar las variaciones de DMS de las hojas de macollos vegetativos durante el rebrote de pasturas de festuca alta defoliadas a diferente altura de remanente. El MDP describe a la pastura en estados variables (rectángulos en Figura 6), como por ejemplo la longitud de la hoja o la DMS de las láminas foliares, los que estima en función de los procesos de morfogénesis que simula durante el rebrote (óvalos en Figura 6). Los datos de entrada del modelo son la temperatura media diaria (T , °C), la vida media foliar de la especie (VMF, °C) y la altura del remanente de pastoreo (AR, cm). Los datos de salida del modelo MDP son el estado de hoja (número de hojas vivas por macollo, NHV), longitud final de la hoja (LF, cm) y valor nutritivo de la pastura (FDN_{pastura} , $DFDN_{\text{pastura}}$ y DMS_{pastura}). Las variables utilizadas en el modelo se muestran en la Tabla 3.

El modelo funciona a nivel foliar porque es el mecanismo a partir del cual la biomasa aérea se acumula en pasturas vegetativas bien manejada donde solo se producen hojas (Nelson, 2000). En términos generales, el tejido foliar ingresa en el modelo MDP y, como lo describen Johnson y Thornley (1983), se subdivide en compartimentos de hojas sucesivas (*i.e.* H1, H2, H3, H n) en relación a la morfogénesis: tasa de elongación foliar (TEF), intervalo de aparición de hoja (IAH) y vida media foliar (VMF) (Lemaire y Chapman, 1996). Cada compartimento de hoja es caracterizado por su largo, edad y valor nutritivo (FDN, DFDN y DMS). El modelo fue implementado informáticamente en una planilla electrónica Excel ®.

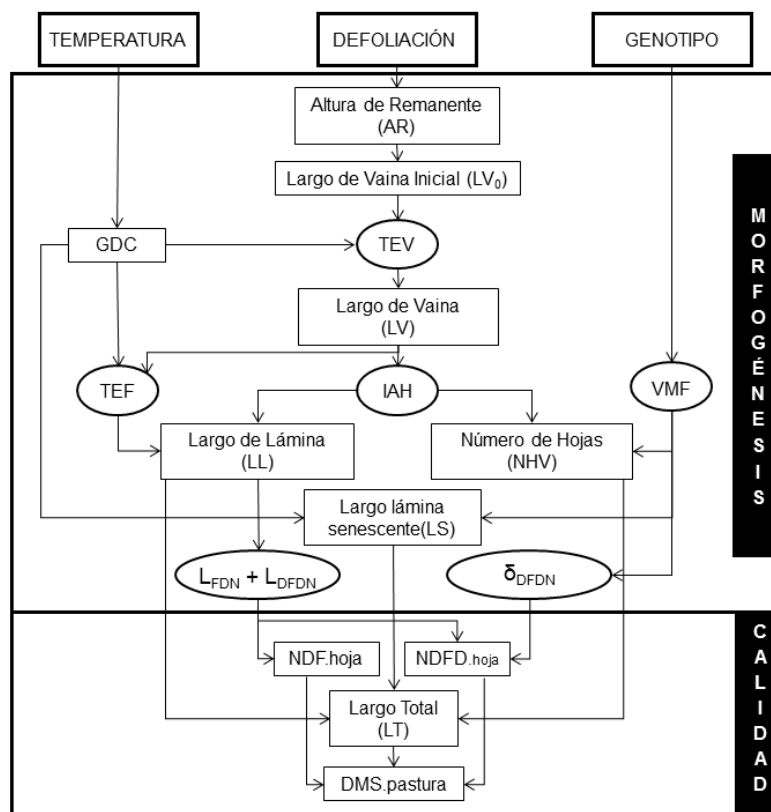


Figura 6. Diagrama de flujos del modelo de Morfogénesis y Digestibilidad de Pasturas (MDP).

Tabla 3. Variables usadas por el modelo.

Símbolo	Variables	Unidad
<i>T</i>	Temperatura media	°C
<i>GDC</i>	Grados días de crecimiento	°Cd
<i>AR</i>	Altura de remanente	cm
<i>LV</i>	Largo de vaina	cm
<i>LV₀</i>	Largo de vaina al inicio del rebrote	cm
<i>LL</i>	Largo de lámina	cm
<i>TEF</i>	Tasa de elongación foliar	cm/°Cd
<i>DEF</i>	Duración de elongación foliar	°Cd
<i>IAH</i>	Intervalo de aparición de hoja	°Cd
<i>NHV</i>	Número de hojas vivas	hojas/macollo
<i>LS</i>	Largo de hoja senescente	cm
<i>TS</i>	Tasa de senescencia	cm/d
<i>LT</i>	Largo de hoja total por macollo	cm/macollo
<i>ST</i>	Largo de hoja senescente total por macollo	cm/macollo
<i>LTV</i>	Largo de hoja total verde (viva) por macollo	cm/macollo
<i>FDN.hoja</i>	FDN de hoja individual	%
<i>DFDN.hoja</i>	DFDN de hoja individual	%
<i>FDN.pastura</i>	NDF del pool de hojas acumuladas	%
<i>DFDN.pastura</i>	NDFD del pool de hojas acumuladas	%
<i>DMS.pastura</i>	DMD del pool de hojas acumuladas	%

La simulación comienza calculando el tiempo térmico del rebrote en grados-día de crecimiento (GDC, °Cd), con la acumulación de la temperatura media diaria (Tm) para

cada día del rebrote ($i = 1-n$), menos la temperatura base (T_b) (McMaster y Wilhelm, 1997):

$$GDD = \sum_{i=1}^n (Tm_i - T_b) \quad (\text{Ec.1})$$

T_b ($^{\circ}\text{C}$) representa la temperatura mínima a la cual los principales procesos de la planta como la expansión foliar se detienen (McMaster y Wilhelm, 1997). El modelo es temperatura-dependiente y no tiene en cuenta el efecto de la radiación sobre la fotosíntesis (Gastal *et al.*, 1992). A pesar de que este enfoque simplifica los complejos procesos bioquímicos que están implicados en la fijación de C por fotosíntesis, esto no afecta las respuestas morfológicas de las hojas que son de interés (Lemaire y Agnusdei, 2000).

El estado inicial del rebrote de la pastura es un dato de entrada definido por el usuario (*input*) a través de la altura del remanente de defoliación (AR , cm) o post-pastoreo contabilizada desde el ras del suelo hasta la parte superior de la canopia. El modelo asume que todas las plantas presentes al inicio del rebrote (día después de la defoliación) tienen la misma morfología y estado de hoja. De esta forma, el largo del tubo de vainas (LV , cm) al inicio del rebrote (LV_0) es determinado directamente por la altura del remanente de defoliación (Duru y Ducrocq, 2002; Avila *et al.*, 2012; Di Marco *et al.*, 2013) como:

$$LV_0 = \alpha AR \quad (\text{Ec. 2})$$

donde α (cm/cm) es asumido como fracción constante de la altura del canopeo de la pastura (Duru, 2003). A medida que avanza el rebrote, el LV se incrementa con el tiempo térmico (GDC del rebrote) a una tasa de elongación de vaina (TEV , $\text{cm}/^{\circ}\text{Cd}$) constante por unidad térmica durante primavera-verano (Agosto-Abril), permaneciendo estable ($TEV = 0 \text{ cm}/^{\circ}\text{Cd}$) durante otoño-invierno (Lattanzi, 1998; Fournier *et al.*, 2005).

La tasa de elongación foliar (TEF , $\text{cm}/^{\circ}\text{Cd}$) es determinada por el LV como consecuencia de la relación positiva entre el largo del tubo de vainas y el meristema de crecimiento de la hoja (Durand *et al.*, 1999; Arredondo y Schnyder, 2003). De esta forma, y en línea con la justificación teórica y experimental de Kavanova *et al.* (2006) para asumir que la tasa de crecimiento muestra una relación lineal, la TEF se describe de la siguiente forma:

$$TEF = \upsilon LV \quad (\text{Ec. 3})$$

donde v ($\text{cm } ^\circ\text{Cd}/\text{cm}$) es el incremento de la TEF por el efecto morfogenético del largo del tubo de la vainas.

Las hojas consecutivas que se acumulan durante un rebrote aparecen a una velocidad que depende de la tasa de crecimiento de la hoja dentro del tubo de vainas y la distancia del tubo de vaina que esa hoja debe atravesar para emerger por fuera de él (Skinner y Nelson, 1995). En el modelo, ese tiempo entre la aparición de dos hojas consecutivas está convenientemente determinado por el LV, de acuerdo con:

$$\text{IAH} = a \text{LV}^2 + b \text{LV} \quad (\text{Ec. 4})$$

donde IAH ($^\circ\text{Cd}$) es el intervalo de aparición de hoja y a y b son los términos de la ecuación adoptada a partir de los datos reportados por Insua *et al.* (2017) para festuca alta. Esta función cuadrática asume que hay un retraso progresivo en la aparición de las hojas sucesivas con el incremento del tubo de vainas hasta alcanzar un máximo valor de IAH, después del cual disminuye levemente debido a un crecimiento más rápido de la hoja que del tubo de la vaina ($\text{TEF} > \text{TEV}$). Esta función proporciona una aceptable descripción morfogenética de la velocidad de aparición de hojas sucesivas observada a lo largo del rebrote de pasturas de festuca alta (Skinner y Nelson, 1994).

Después de que el ápice de la hoja en crecimiento ha emergido por fuera del tubo de vainas (aparición de hoja), la elongación (visible) de la hoja por fuera de la vaina ocurre hasta que aparece una nueva hoja (Skinner y Nelson, 1994). De esta forma, el modelo asume que las plantas siempre presentan una única hoja visible en crecimiento por vez (Robson, 1967), como también ocurre en festuca alta y agropiro alargado.

El largo de lámina (LL, cm) final de cada hoja es determinado por la ecuación lineal propuesta por Lemaire y Agnusdei (2000):

$$\text{LL} = \text{TEF} \times \text{DEF} \quad (\text{Ec. 5})$$

donde el DEF ($^\circ\text{Cd}$) es la duración de la elongación foliar de una hoja en crecimiento y se asume igual al IAH de la hoja previa (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Una vez que la hoja termina su fase de elongación y alcanza su largo final, ésta permanece verde durante un período de tiempo térmico llamado vida media foliar (VMF, $^\circ\text{Cd}$). La VMF es un parámetro relativamente estable e inherente al genotipo. que define el número máximo de hojas verdes por macollo (NHV) que puede soportar una especie (Lemaire y Chapman, 1996). Por ejemplo especies como festuca alta

muestra una VMF de 630 °Cd, mientras que raigrás perenne 330 °Cd. Por lo tanto, el NHV depende de la velocidad con que aparecen y senescen las hojas, lo cual puede calcularse mediante la relación propuesta por Lemaire y Agnusdei (2000):

$$\text{NHV} = \text{VMF} / \text{IAH} \quad (\text{Ec. 6})$$

donde VMF (°Cd) es la vida media foliar de la especie y es un valor de entrada del modelo que requiere ser ingresado por el usuario, IAH (°Cd) es el intervalo de aparición de hoja.

El proceso de senescencia de la lámina de la hoja comienza cuando la suma del tiempo térmico (°Cd) desde el momento que la lámina aparece por fuera del tubo de vainas (en adelante, "edad foliar") excede el período térmico de VMF.:

$$\text{Largo de hoja} = \begin{cases} \text{Verde} & \text{si Edad foliar} \leq \text{VMF} \\ \text{Senescente} & \text{si Edad foliar} > \text{VMF} \end{cases}$$

Cuando la hoja comienza a senescer (edad foliar > VMF), el proceso de senescencia foliar (LS, cm) avanza desde el ápice hacia la base de la lámina (Lemaire y Agnusdei, 2000), La proporción de lámina (dL, cm) que aparece el GDC_j comienza a senescer a los GDC_{j+VMF}, determinando así la tasa de senescencia diaria (TS, cm/d). La representación del avance de la senescencia foliar por simple efecto de la temperatura (a través del GDC), sin considerar otros factores como la radiación y la duración del día (Johnson y Thornley, 1983) es una simplificación de este proceso. No obstante esta simplificación, el supuesto del modelo es aceptable (Lemaire y Agnusdei, 2000) y satisfactoriamente implementado en modelos de pasturas evaluados bajo condiciones naturales de campo (Romera *et al.*, 2009). Como resultado del avance de la senescencia foliar, la hoja se considera completamente muerta cuando LS es igual a LL.

El largo de lámina total por macollo (LT, cm/macollo) y el largo de senescencia total por macollo (ST, cm/macollo) son determinados como:

$$LT = \sum_{i=1}^n LL_i \quad (\text{Eq. 7})$$

$$ST = \sum_{i=1}^n LS_i \quad (\text{Eq. 8})$$

donde LL y LS son el largo de lámina y largo senescente de cada hoja consecutiva ($i = 1-n$), respectivamente. De esta forma, el largo total de lámina verde (neta) por macollo (LTV, cm/macollo) se determina por una simple diferencia:

$$LTV = LT - ST \quad (\text{Ec. 9})$$

Varios estudios en diferentes especies de gramíneas tropicales (Agnusdei *et al.*, 2009; Ávila *et al.*, 2010; Agnusdei *et al.*, 2012) y templadas (Di Marco *et al.*, 2013; Insua *et al.*, 2017) han demostrado que la calidad nutritiva de las láminas foliares disminuye con el incremento del largo de la lámina debido a una mayor proporción de tejidos estructurales menos digestibles (Wilson, 1976b, Lemaire y Gastal, 1997). Este efecto negativo de la longitud de la hoja sobre la calidad nutritiva se determina mediante relaciones lineales entre LL de cada hoja consecutiva ($i = 1-n$) con FDN (%) y DFDN (%):

$$FDN_i = FDN_0 + L_{FDN} LL_i \quad (\text{Ec. 10})$$

$$DFDN_i = DFDN_0 - L_{DFDN} LL_i \quad (\text{Ec. 11})$$

donde FDN_0 y $DFDN_0$ representan los valores (teóricos) mínimos de FDN y máximos de DFDN para hojas con cero cm de largo foliar. Los parámetros L_{FDN} y L_{DFDN} (%/cm) se asumen constantes (Agnusdei *et al.*, 2012; Di Marco *et al.*, 2013; Insua *et al.*, 2017) y representan los cambios que suceden en la fibra y la digestibilidad de los tejidos foliares a medida que las hojas se hacen más largas (Wilson, 1976a).

Además del efecto del largo foliar, la lámina disminuye su digestibilidad por envejecimiento del tejido (Groot y Neuteboom, 1997; Duru y Ducrocq, 2002; Agnusdei *et al.*, 2012; Insua *et al.*, 2017). Las paredes celulares de los tejidos foliares experimentan cambios químicos (Akin, 1989; Jung y Allen, 1995; Buxton y Redfearn, 1997) y físicos (Wilson y Mertens, 1995) que limitan la degradación microbiana de la fibra en el rumen. Como consecuencia, la FDN de los tejidos de las hojas se vuelve menos digestible a una tasa constante con su edad (δ_{DFDN-V} , %/°Cd), la cual aumenta en senescencia (δ_{DFDN-S} , %/°Cd) cuando finaliza la VMF (Insua *et al.*, 2017):

$$\text{Envejecimiento}_{DFDN} = \begin{cases} \delta_{DFDN-V} & \text{si Edad foliar} \leq \text{VMF} \\ \delta_{DFDN-S} & \text{si Edad foliar} > \text{VMF} \end{cases}$$

donde δ_{DFDN-V} y δ_{DFDN-S} son las tasas pérdida de NDFD con la edad foliar (%°Cd) durante la VMF y la senescencia de las hojas, respectivamente. Así la DFDN de cada hoja consecutiva ($i = 1-n$) a un determinado tiempo térmico del rebrote (j , GDC) es determinado como:

$$DFDN.hoja_{ij} = DFDN_i - \delta_{DFDN} * (Edad\ foliar) \quad (Eq. 12)$$

donde $DFDN_i$ es la DFDN correspondiente a la Eq. 11 y δ_{DFDN} es la tasa de pérdida de DFDN con la edad térmica.

Una vez que la lámina alcanza su largo final, el meristema de crecimiento de esa hoja cesa y no sintetiza más fibra (Groot y Neuteboom, 1997). Por lo tanto, y en línea con lo observado en hojas verdes (vivas) de varias especies (Agnusdei *et al.*, 2012; Di Marco *et al.*, 2013; Insua *et al.*, 2017), se asume constante el contenido de FDN durante la VMF de cada hoja. Sin embargo, una vez que la hoja cumple la VMF, la FDN se incrementa (Insua *et al.*, 2017) debido a un aumento relativo en la cantidad de pared celular del tejido que resulta como consecuencia de la exportación de contenido celular durante el proceso de senescencia (Robson y Deacon, 1978). El efecto de la edad de la hoja sobre el contenido de FDN se calcula como resultado del aumento progresivo en la proporción de tejido senescente con respecto a la hoja verde (LS / LF, cm/cm):

$$FDN.hoja_{ij} = FDN_i \left(\frac{LL_i - LS_i}{LL_i} \right) + FDN_s \left(\frac{LS_{ij}}{LL_i} \right) \quad (Ec. 13)$$

donde $FDN.hoja_{ij}$ es la FDN de cada hoja consecutiva ($i = 1-n$) a un determinado tiempo térmico del rebrote (j , GDC), FDN_i es la FDN correspondiente a la Eq. 10 y FDN_s es el contenido de FDN (%) del material senescente.

La calidad nutritiva de todo el pool de hojas de la pastura (C-pastura), se calcula a través de la contribución de FDN y DFDN que hace cada hoja individual al conjunto de láminas de diferente edad y largo que componen el macollo (Chapman *et al.*, 2013). Bajo este enfoque de cálculo de ponderación propuesto inicialmente por Insua *et al.* (2007) y verificado experimentalmente más tarde en Insua *et al.* (2008b), la calidad nutritiva del total de hojas acumuladas por macollo ($FDN.pastura$ y $DFDN.pastura$) se calcula de la siguiente manera:

$$FDN_{\text{-pastura } j} = \sum_{i=1}^n [FDN_{\text{-lámina } ij} (LL_{ij}/LT_{ij})] \quad (\text{Ec. 14})$$

$$DFDN_{\text{-pastura } j} = \sum_{i=1}^n [DFDN_{\text{-lámina } ij} (LL_{ij}/LT_{ij})] \quad (\text{Ec. 15})$$

donde FDN.lámina y FDN.lámina son los valores nutritivos de las hojas individuales y LL/LT (cm/cm) es la contribución con que cada una de las hojas consecutivas ($i = 1-n$) aporta al total de hojas acumuladas en un determinado tiempo térmico del rebrote (j , GDC).

Por último, el modelo calcula la DMS (%) a partir de los valores de FDN y DFDN, de acuerdo con la ecuación propuesta por Van Soest (1994):

$$DMS_{\text{-pastura } j} = 100 + \frac{FDN}{100} (DFDN - 100) - 11,9 \quad (\text{Ec. 16})$$

4.2. Datos de experimentos a campo

Los datos para la construcción, calibración y evaluación del modelo fueron obtenidos a partir de la información recolectada a diferentes niveles de estudio (hoja, macollo, parcela, potrero) sobre rebrotes de pasturas de cuatro experimentos de campo independientes de dos sitios experimentales distintos.

4.2.1. Sitios experimentales

De los cuatro experimentos a campo, dos (Exp.1 y Exp.2) se llevaron a cabo en la Estación Experimental Agropecuaria de INTA (37° 46' S; 58° 18' W), Balcarce, Buenos Aires, Sudeste de Argentina (en adelante ARG), y dos (Exp.3 y Exp.4) en la estación experimental *Kellogg Biological Station* de la Universidad Estatal de Michigan (42° 23' N, 85° 22' W), Hickory Corners, Michigan, Noreste de los Estados Unidos (en adelante USA) (Figura7).



Figura 7. Mapa de América que indica los dos sitios donde se llevaron a cabo los experimentos. ARG: Estación Experimental INTA Balcarce, Buenos Aires, Argentina (Hemisferio Sur); y USA: *Kellogg Biological Station*, Michigan, Estados Unidos. (Hemisferio Norte).

Los dos sitios experimentales son contrastantes en términos de condiciones climáticas y edáficas. Los datos históricos (2000-2015) de la temperatura media y la precipitación mensual se presentan en la Figura 8. El clima de ARG es templado-húmedo con una temperatura media anual de 14,6 °C, variando de 21,6 °C en enero a 8,0 °C en julio, con una precipitación anual de 947 mm. En USA, La temperatura media anual es de 9,4 °C, variando de 21,9 en julio a -4,5 °C en enero, con una precipitación anual de 962 mm, 50% de los cuales corresponde al período comprendido entre fin de otoño e invierno (Figura 8). Durante la primavera-verano de ambos sitios, las medias históricas son de 363 y 406 mm de precipitaciones acumuladas, 18 y 20 °C de temperatura media diaria para ARG y USA, respectivamente.

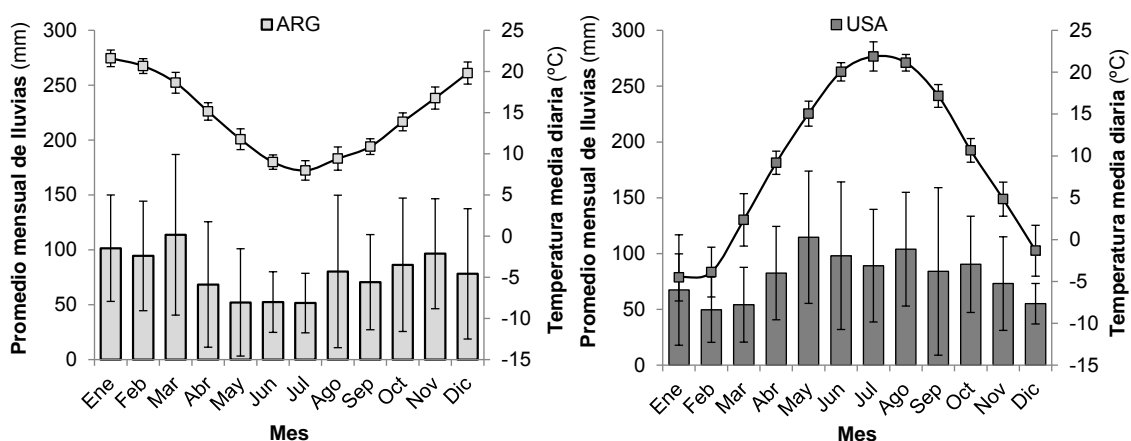


Figura 8. Datos históricos (2000-2015) de precipitación mensual (barras) y temperatura media diaria (líneas) para la Estación Experimental Balcarce (ARG) y para Kellogg Biological Station (USA).

El sitio ARG se encuentra en una zona ganadera típica con restricciones de suelo y clima para el crecimiento de cultivos de granos. Esta región comprende el mosaico típico de suelos hidromórficos alcalinos asociados con Argiudoles ácuicos (horizonte A de 0,17 m, 55 g/kg de materia orgánica, pH 5,5) y Natracuoles típicos (horizonte A de 0,11 m, 53 g/kg de materia orgánica, pH 9,5, alto contenido de sodio). En algunas áreas, la presencia de una capa petrocálcica (tosca) a 0,6-0,8 m limita la penetración de raíces. El agua útil promedio del suelo hasta 1 m de profundidad es de 56 mm (Errecart *et al.*, 2012). El sitio USA se encuentra en una zona típica de producción lechera con aptitud agrícola. Allí, los suelos Hapludalfes típicos desarrollados por lavado glacial poseen una capa franco-arenosa en los primeros 30 cm (contenido de materia orgánica de 32 g/kg, pH 6,9, contenido de P de 22 mg/kg), con un perfil bien drenado y moderada capacidad de retención de agua. El agua útil promedio del suelo medido en diferentes sistemas de cultivos varió entre 143 a 223 mm (Hamilton *et al.*, 2015).

4.2.1.1. Argentina (ARG)

Dos de los cuatro experimentos de este trabajo (Exp.1 y Exp.2) se llevaron a cabo en ARG y sus resultados fueron recientemente publicados en Insua *et al.* (2017) e Insua *et al.* (en prensa). Ambos experimentos se llevaron a cabo a nivel de hoja y macollo. Para estos experimentos, se utilizaron micro pasturas de festuca alta (500 macetas de plástico de 20 x 40 cm) sembradas en la primavera del 2009 (4/08/09). En ambos experimentos se evaluaron dos tratamientos sobre el rebrote de las micro pasturas ya establecidas. En el verano 2009/10 (Exp.1) se evaluaron dos cultivares de festuca alta continental, mientras que en la primavera-verano 2011 (Exp.2) se evaluaron dos alturas de remanente. Los ensayos se llevaron a cabo al aire libre sin limitantes hídricas ni nutricionales para simular un ambiente no restrictivo para el crecimiento. Se aplicó riego por aspersión diariamente hasta capacidad de campo, y se realizó una fertilización al inicio del experimento con Nitrato de Amonio Calcáreo (150 kg N/ha) y Fosfato Diamónico (50 kg P/ha), más fertilizaciones semanales de Nitrato de Amonio Calcáreo (35 kg N/ha) durante todo el período experimental. Previo al inicio de cada experimento, las plantas se cortaron 3 veces (cada ~20 días) a la altura correspondiente a cada experimento (5, 4 o 10 cm), de modo de generar estructuras de pasturas densas y foliosas con suficiente biomasa foliar remanente

(>30% láminas) para garantizar un rápido crecimiento inicial del rebrote. En ambos experimentos se utilizaron tres micro pasturas por tratamiento (n=3) dispuestas en un diseño experimental completamente aleatorizado. La temperatura se registró a lo largo del día mediante 4 Data Loggers (Spectrum Technologies Inc., East-Plainfield, IL, USA) ubicados en la base de plantas seleccionadas al azar. La información se usó para determinar la temperatura media diaria y calcular los grados días de crecimiento (GDC, temperatura base de 4 °C).

4.2.1.1.1. Experimento 1 (Evaluación de dos cultivares)

El Exp.1 se usó para construir y calibrar el modelo para predecir la morfogénesis foliar y la digestibilidad de rebrotes de pasturas de festuca alta. Se evaluó la calidad nutritiva de dos cultivares de festuca alta (Insua *et al.*, 2017), un cultivar tradicional (El Palenque Plus INTA) y otro de hojas flexibles (Grasslands Advance Gentos). Previo al muestreo se realizó un corte de homogenización y sincronización del crecimiento a 5 cm de altura (8/12/09) medido minuciosamente con regla en cada maceta desde el ras del suelo hasta la parte superior de la canopia cortada usando la técnica de “primer contacto” (Bircham., 1981). El período de muestreo, mediante cosechas destructivas de la biomasa aérea acumulada y mediciones morfológicas de macollos marcados, se extendió durante un período de 14 semanas (desde el 8/12/2009 al 5/03/2010). La temperatura media diaria fue de $21 \pm 2,8$ °C.

4.2.1.1.2. Experimento 2 (Evaluación de dos alturas de remanente)

El Exp.2 se usó para evaluar la capacidad del modelo para predecir la morfogénesis foliar (n = 51) y la digestibilidad de rebrotes de pasturas de festuca alta (n = 18) creciendo bajo diferentes regímenes de defoliación (frecuencia e intensidad). Se evaluó la calidad nutritiva de las láminas de rebrotes de festuca alta (cv. El Palenque Plus INTA) provenientes de dos tratamientos de corte a distinta altura de remanentes (4 cm y 10 cm) durante la primavera-verano del 2011-2012 (Insua *et al.*, en prensa). Entre el 05/09/2011 y el 27/10/2011 (primavera temprana) se realizó un período pre-experimental de modo de generar dos tratamientos de largo de vainas. Para ello las plantas fueron cortadas con tijera aproximadamente cada 20 días (3 cortes) dejando dos alturas remanentes (R): 4 cm (R4) y 10 cm (R10). Para asegurar la altura de los tratamientos de remanente se midió con regla la distancia entre el suelo y la porción superior de hoja cortada en cada maceta, mediante la técnica de “primer contacto” (Bircham, 1981; Bircham; Hodgson, 1983). Ambos tratamientos

presentaron suficiente biomasa foliar ($35\pm 5\%$ de láminas) como para garantizar un rápido crecimiento inicial del rebrote (Parsons *et al.*, 1988; Milne, 2009; Chapman *et al.*, 2013). Las alturas de remanente aplicadas en cada tratamiento fueron elegidas para representar alturas del ganado vacuno en pastoreo. El período de muestreo de la calidad nutritiva y las mediciones morfológicas sobre los macollos marcados se extendió durante 15 semanas (desde el 27/10/2011 al 10/02/2012). La temperatura media diaria fue de $19,7\pm 3^\circ\text{C}$.

4.2.1.2. Estados Unidos (USA)

El Exp.3 y el Exp.4 se llevaron a cabo en USA y sus resultados fueron recientemente publicados (Insua; Utsumi *et al.*, 2018a). Ambos experimentos se realizaron sobre dos tipos de pasturas (base de festuca alta y base de raigrás perenne) de un tambo comercial/experimental. El Exp.3 se llevó a cabo a nivel de parcela (8 m^2) y el Exp.4 a nivel de potrero (1 ha). En el Exp.3 se evaluaron tres alturas de remanente sobre la calidad nutritiva de rebrote de ambas pasturas durante dos estaciones del año (primavera y verano del 2016), mientras que en el Exp.4 se estimó la biomasa acumulada mediante relaciones indirectas con valores de índice verde medidos con sensores remotos montados en un dron para 16 potreros de ambas pasturas bajo sistema de pastoreo rotativo con vacas en ordeño voluntario (tambo robótico) durante el inicio del verano del 2016.

4.2.1.2.1. Experimento 3 (Evaluación de altura de remanente en dos especies)

El Exp.3 se usó para evaluar la capacidad del modelo para predecir la morfología foliar y la digestibilidad de dos tipos de pasturas bajo las condiciones meteorológicas y de manejo de USA durante dos momentos del año. Se evaluó la calidad nutritiva de la biomasa de láminas acumuladas durante rebrotes de primavera y verano de pasturas de base festuca alta y de base de raigrás perenne provenientes de tres tratamientos de corte de distinta altura de remanentes (3, 6 y 12 cm) (Insua; Utsumi *et al.*, 2018a). Durante ambas estaciones se aplicó una fertilización inicial con urea (150 kg N/ha) y Fosfato Diamónico (50 kg P/ha). Previo al inicio de los rebrotes de cada estación, las plantas se cortaron con cortadora de césped 3 veces (cada ~ 7 días) a la altura correspondiente a cada tratamiento (3, 6, 12 cm) de modo de mantener estructuras de pasturas densas y foliosas. La altura de los remanentes se aseguró mediante el ajuste de la altura de la cortadora. Los períodos de muestreos de morfología y calidad

nutritiva de la biomasa acumulada de los rebrotes de ambas pasturas se extendieron durante 5 semanas en primavera (desde el 6/05/2016 al 9/06/2016) y 8 semanas en verano (desde el 21/06/2016 al 15/08/2016). Para los dos momentos evaluados se utilizaron 18 parcelas (2 pasturas x 3 tratamientos x 3 repeticiones) dispuestas en un diseño experimental en bloques completamente aleatorizado con 3 repeticiones. La temperatura media diaria fue de 22,4 y 22,6 °C para primavera y verano, respectivamente. Los datos se registraron en estaciones meteorológicas ubicadas a <1 km de cada sitio experimental.

4.2.1.2.2. Experimento 4 (Monitoreo del crecimiento de pasturas de distintos potreros de un tambo)

El Exp.4 se llevó a cabo en USA para integrar el modelo MDP con un modelo de crecimiento de plantas y poder predecir a nivel de potrero la morfología foliar y la digestibilidad de dos tipos de pasturas creciendo bajo un sistema intensivo de pastoreo rotativo de un tambo robótico (sistema de ordeño voluntario). Se estimó la biomasa acumulada por potrero en las pasturas de base festuca alta y de raigrás perenne durante cuatro fechas incluidas en la rutina semanal del tambo. La pastura de base de festuca alta (referida de ahora en más como festuca alta) consistió en festuca alta, pasto ovilla (*Dactylis glomerata*), trébol rojo (*Trifolium pretense*) y alfalfa (*Medicago Sativa*) y, la pastura de base raigrás perenne (referida de ahora en más como raigrás perenne) consistió en raigrás perenne y trébol blanco (*Trifolium repens*). La proporción de leguminosas fue de un 15% y 20% en festuca alta y raigrás perenne, respectivamente.

Las dos pasturas fueron manejadas bajo un sistema de pastoreo rotativo con una carga de 4,1 vacas/ha. El rodeo de animales fue de 66 vacas Holstein Friesian. Para este experimento se usó un total de 16 potreros (1 ha cada uno), de los cuales 8 potreros fueron de base festuca alta y 8 de base de raigrás perenne. Los criterios para definir las asignaciones de pasturas en cada potrero consistieron en reglas preestablecidas para mantener una biomasa acumulada de 2700 kg de MS/ha de pre-pastoreo y una de biomasa de 1300 kg de MS/ha de post-pastoreo. Con estas reglas objetivo, la asignación de pasto se ajustó diariamente (mañana y tarde) en relación al consumo del rodeo y la tasa de crecimiento de las pasturas. Así, el ajuste de la asignación consistió en el ofrecimiento de una superficie de pastura cuya

disponibilidad por encima de 1300 kg de MS/ha de remanente post-pastoreo definido cubriera el consumo total estimado para el rodeo ($\text{kg MS/animal} * \text{carga animal}$). Estas reglas de decisiones resultaron en 1-2 días de pastoreo por potrero. Dichas disponibilidades se estimaron semanalmente mediante el monitoreo de la altura de la pastura con un pasturómetro C-Dax (www.pasturemeter.co.nz). Este dispositivo consiste en un sensor proximal arrastrado por un cuatriciclo, que registra electrónicamente la altura del canopeo a través de luz infrarroja. Esta información se descarga en un software que, mediante una ecuación pre-calibrada con la biomasa, permite visualizar automáticamente la disponibilidad y la tasa de crecimiento de la pastura para cada potrero del establecimiento. Las estimaciones semanales de la biomasa acumulada en los potreros del tambo se extendieron durante 4 semanas de principio de verano (desde el 24/06/2016 al 18/07/2016). La temperatura media diaria del período fue de 21,4° C.

4.2.2. Mediciones de campo

La información experimental que se utilizó para la construcción, calibración y evaluación del modelo MDP varió en la escala de detalle (hoja, macollo, parcela y potrero) según la variable respuesta y el nivel de estudio de cada experimento.

4.2.2.1. Morfogénesis foliar

En los Exp.1 y Exp.2 se marcaron 15 macollos por tratamiento para monitorear la morfogénesis foliar tres veces por semana. En cada macollo marcado se registró cada 2-4 días la tasa de elongación foliar (TEF), el intervalo de aparición de hoja (IAH), el número de hojas vivas por macollo (NHV) y la vida media foliar (VMF). La VMF se midió como el tiempo térmico expresado en °Cd acumulados transcurridos entre la aparición de la lámina visible y el comienzo de la senescencia. Las variables de morfogénesis se analizaron como mediciones repetidas en el tiempo tomando en cuenta a los macollos marcados como sujetos de estudio, y al cultivar (Exp.1) o a la altura de remanente (Exp.2), como factor de tratamiento.

4.2.2.2. Calidad nutritiva

En los Exp.1, Exp.2 y Exp.3 se cosechó la biomasa acumulada durante diferentes momentos para analizar la dinámica de calidad nutritiva de rebrotes de pasturas en estado vegetativo. En todos estos experimentos las cosechas siguieron los mismos protocolos. La calidad nutritiva del rebrote de pasturas fue medida a través de 3-8

cosechas cada 14-25 días, según el experimento. En el Exp.1 y Exp.2 la frecuencia de cosecha se ajustó al estado de desarrollo de las hojas para obtener la evolución de las 3-4 primeras generaciones de hojas que aparecieron secuencialmente durante el rebrote (H1, H2, H3, H4). En el Exp.3 la frecuencia de cosecha fue de 7-10 días pero para el análisis de calidad nutritiva se seleccionaron arbitrariamente 8 fechas de cosechas (cosecha II, III, IV, V para primavera y II, IV, VI para verano) de dos bloques (84 muestras = 3 tratamientos x 2 pasturas x 7 cosechas x 2 bloques). Para cada cosecha, la biomasa incluida dentro de un marco (0,5 m por 0,5 m) asignado aleatoriamente dentro de cada unidad experimental se cortó al ras del suelo y se congeló inmediatamente en N líquido. Luego, el material cosechado (~1000 macollos) se almacenó en freezer (-20 °C) hasta su posterior separación y procesado en laboratorio. A continuación, el material se descongeló y se mantuvo en bandejas sobre hielo durante la separación minuciosa de las fracciones de lámina y vaina de ~300 macollos vegetativos (de festuca alta o raigrás perenne según la pastura)/unidad experimental (material suficiente para análisis de calidad nutritiva en laboratorio). En Exp.1 y Exp. 2, estas fracciones se separaron por generación de hoja (H1, H2, H3, H4) y por categorías de edad (hoja en crecimiento, expandida, adulta, pre-senescente, 50% de senescencia y 100% de senescencia). En Exp.2 y Exp.3, adicionalmente se separó una sub-muestra del conjunto de láminas (pool de láminas).

Todas las evaluaciones de calidad nutritiva del material cosechado en los Exp.1, Exp.2 (ARG) y Exp.3 (USA) se realizaron en el laboratorio de análisis de alimentos de la estación experimental INTA Balcarce. Las láminas y vainas del material cosechado se midieron y pesaron por separado. Las láminas se liofilizaron y molieron con un molino tipo Ciclotec con malla de 1 mm. Luego se determinó el contenido (en %) de FDN (Van Soest *et al.*, 1991), la digestibilidad de la FDN (DFDN) y la digestibilidad verdadera de la materia seca (DVMS) por incubación *in vitro* de 250 mg de muestra a 24 h de incubación en el equipo Daisy^{II}. La DVMS se convirtió a digestibilidad aparente de la materia seca (DMS) restando el factor metabólico 11,9 propuesto por Van Soest (1994).

Los datos se analizaron con un modelo estadístico lineal con 3 repeticiones. Se efectuó un análisis de la varianza para un DCA (Exp.1 y Exp.2) o DBCA (Exp.3) de las variables de interés y se compararon las medias utilizando la prueba de Tukey ($p < 0,05$). Para los datos de ARG se evaluaron los cultivares (Exp.1) o altura de remanente (Exp.2) y las generaciones de las láminas realizando ajustes de funciones lineales con la edad foliar (°Cd) o el largo de lámina (cm) y comparaciones mediante

análisis de variables dummy. Para el Exp.3 la calidad del conjunto de láminas se evaluó independientemente para las dos pasturas (festuca alta y raigrás perenne) mediante ANVA para un diseño DBCA de dos factores (altura de remanente y cosecha) con tres repeticiones (n=3). Los datos se analizaron con los PROC REG y PROC GLM de la versión 8 del paquete estadístico SAS (SAS, 2001).

4.2.2.3. Biomasa aérea acumulada

En el Exp.4, se estimó semanalmente durante un mes la biomasa acumulada en 16 potreros de 1 ha de pasturas de base de festuca alta y base de raigrás perenne bajo el pastoreo rotativo del tambo robótico. Las estimaciones de kg de MS/ha de pasto disponible por potrero se realizaron a través del índice verde de diferencia normalizada (NDVI) recolectado mediante un novedoso sistema de vuelos con drones desarrollado en el mismo trabajo (*para más detalle ver* Insua; Utsumi *et al.*, 2018a). La calibración del método de estimación de biomasa con drones fue por doble muestreo con cortes directos de cuadrantes asignados aleatoriamente dentro de parcelas georeferenciadas (8m²). El modelo de calibración ajustado entre los valores de NDVI recolectados por el dron y los cortes directos fue único para ambas pasturas (kg pastura = 69,63 * e ^ (4,61 * NDVI); R² = 80%, n = 72).

4.3. Parametrización del modelo

Para el ajuste de los parámetros del modelo MDP se siguió una estrategia cuyo punto de partida fue la información disponible para festuca alta. Los parámetros del modelo para dicha especie se estimaron en base a la información de la literatura y a un cuerpo robusto de datos de morfogénesis y calidad foliar de dos cultivares de festuca alta generados en el Exp.1 y reportados en Insua *et al.* (2017). Para extender el uso del modelo a raigrás perenne, la estrategia de parametrización que se utilizó consistió en reajustar los parámetros estimados inicialmente para festuca alta en base a la información disponible en la bibliografía.

4.4. Evaluación del modelo

La performance del modelo MDP para estimar la morfogénesis y calidad nutritiva de rebrotes de pasturas de distintas especies y bajo distintas condiciones de crecimiento y manejo de la defoliación, fue evaluada en distintos sitios (Exp.2 y Exp.3) mediante las comparaciones entre las predicciones del modelo con los datos

observados a campo y con las estimaciones de otros dos modelos de simulación contrastantes.

4.4.1. Comparaciones con datos observados a campo

El modelo se evaluó mediante comparaciones entre los valores estimados por el modelo y los valores observados en ARG (Exp.2) y USA (Exp.3). Cada ensayo a campo fue simulado con el modelo usando los datos climáticos registrados en cada sitio. Para ARG, el modelo se evaluó con los valores de morfogénesis (TEF, IAH), morfología (NHV, LF, LT) y los valores de calidad nutritiva (FDN, DFDN y DMS) observados en rebrotes festuca alta bajo dos alturas de remanente (4 y 10 cm, Exp.2) y recientemente publicados (Insua *et al.*, en prensa). Para USA, las estimaciones del modelo se compararon con los valores de morfología (NHV y LT) y calidad nutritiva (FDN, DFDN y DMS) observados en rebrotes de primavera y verano de festuca alta y raigrás perenne con tres alturas de remanente (3, 6 y 12 cm, Exp.3), y recientemente publicados (Insua; Utsumi *et al.*, 2018a).

Las comparaciones entre los valores observados y estimados se realizaron mediante análisis visuales y estadísticos (desvíos entre observados y estimados). Como primer paso se realizó una evaluación visual de la dinámica de las variables de interés estimadas a través del tiempo, conjuntamente con los datos observados en los experimentos (identificando los momentos en los que los valores estimados se encontraban fuera de los rangos de valores observados). Este análisis se complementó con la gráfica de datos observados (y) vs. estimados (x) junto con la línea de ajuste $y = x$. Posteriormente, se calculó una serie de estadísticos para la utilización combinada en la evaluación de los modelos en base a las alternativas propuestas por Tedeschi (2006). Algunos de estos análisis incluyeron: i) la evaluación del grado de exactitud de los modelos a través del cálculo del desvío (observados – estimados, Mitchell, 1997) y la regresión lineal entre datos observados y estimados (incluyendo el test F para los parámetros de intercepto cero y pendiente uno); ii) indicadores de la precisión de los modelos como el coeficiente de determinación (R^2), de correlación lineal de Pearson (r) y el cuadrado medio de error (CME) y el cuadrado medio de error relativo a la media (%E); iii) medidas simultaneas de la exactitud y precisión de los modelos como el coeficiente de correlación-concordancia (CCC); iv) otros estadísticos utilizados para comparar modelos a través de indicadores de la bondad de ajuste de las predicciones, como la eficiencia de modelación (EM) que indica la proporción de la variación explicada por los valores modelados, el Coeficiente

de correlación del desvío (Cd) que indica el sesgo de la línea $y = x$ con un valor de 1 que indica que no hay sesgo; y la Tasa de varianza (v) que indica la cantidad de varianza en los datos observados y estimados con un valor de 1 que indica la misma cantidad de varianza .

4.4.2. Comparaciones con datos estimados por otros modelos

Adicionalmente a las comparaciones con datos observados a campo, el modelo también fue evaluado mediante comparaciones con los valores de calidad nutritiva estimados por otros modelos para las condiciones de ARG (Exp.2) y USA (Exp.3). Cada ensayo fue simulado con los modelos usando los datos climáticos registrados en cada sitio. Los modelos seleccionados para comparar las estimaciones para ARG y USA fueron el DairyMod (Johnson *et al.*, 2008) y el modelo lineal simple propuesto por Nave *et al.* (2013), respectivamente. Ambos modelos representan un fuerte contraste en términos de mecanicismo/empirismo. El DairyMod fue seleccionado debido a ser el único modelo biofísico de crecimiento de pasturas clima-dependiente que reúne las condiciones de brindar la posibilidad de simular la DMS de las pasturas y la posibilidad para ser usado en el Exp.2 con los parámetros previamente calibrados y reportados por Berger *et al.* (2014) para las condiciones de ARG. Por otro lado, el modelo lineal de Nave *et al.* (2013), que relaciona directamente la DFDN con la biomasa acumulada, fue seleccionado para las simulaciones en USA (Exp.3) debido a que no requiere previa calibración. Para las simulaciones se utilizaron los mismos datos meteorológicos, altura de remanente y biomasa acumulada registrados en los sitios experimentales ($n = 7 = 4$ cosechas en primavera + 3 en verano x 3 tratamientos altura de remanente). Para el DairyMod, los valores promedios de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), radiación (Mj/m^2) y evapotranspiración (mm) de cada día fueron usados como un valor de entrada diario, y la altura de remanente fue específicamente ajustada para cada uno de los tratamientos (4 y 10 cm para Exp.2; 3, 6 y 12 cm para Exp.3).

4.5. Experimentos de simulación

4.5.1. Argentina (Evaluación de interacción entre frecuencia e intensidad de defoliación)

En estudios de calidad nutritiva de pasturas durante rebrotes vegetativos, se han reportado interacciones entre la altura del post-pastoreo (remanente) y el intervalo de defoliación sobre el contenido de FDN, DFDN y DMS (Chapman *et al.*, 2013; Insua *et*

al., en prensa). El modelo MDP validado se utilizó para investigar dicha interacción mediante combinaciones entre una amplia gama de alturas de remanente (2-15 cm) e intervalos de defoliación (1-5 hojas por macollo). Las simulaciones se realizaron para rebrotes de primavera temprana a partir del 21 de septiembre. Se utilizó la temperatura media diaria histórica registrada en ARG.

4.5.2. Estados Unidos (Integración de modelos para simulación de pasturas en rotación)

Una vez evaluado el modelo MDP, éste se integró con un modelo existente de simulación del crecimiento de plantas para desarrollar un sistema de predicciones de calidad nutritiva de pasturas en relación a las condiciones de crecimiento, la humedad y nutrición del suelo y el pastoreo de los animales en sucesivos potreros bajo sistema de pastoreo rotativo.

El modelo de crecimiento de plantas elegido para la integración con el modelo MDP fue SALUS (*System Approach to Land Use Sustainability*). El modelo SALUS (Dzotsi *et al.*, 2013) se eligió debido principalmente a dos motivos. El primero, radica en la posibilidad de contar con acceso a los códigos para modificar el *software* del modelo SALUS a través del convenio con los autores para “abrirlos por cooperación”. El segundo motivo de elección, y no por eso menos importante, se debe al hecho de que SALUS ha sido recientemente calibrado, y satisfactoriamente evaluado (Tabla 2) y utilizado en el mismo sitio experimental (Insua *et al.*, en prensa, Tabla 2). El modelo SALUS, fue descrito en detalle por Dzotsi *et al.* (2013). SALUS deriva de la familia de modelos CERES y ofrece la posibilidad de integrarse con el modelo DSSAT (*Decision Support System for Agrotechnology Transfer*) para el estudio a nivel de establecimiento (*e.g.*, Basso *et al.*, 2010). Resumidamente, SALUS estima el crecimiento aéreo (kg MS/ha/d) como producto de la eficiencia de uso de la radiación (EUR) y la radiación fotosintéticamente activa (PAR) interceptada, que relaciona a su vez, con el índice de área foliar (IAF) que la pastura tiene en un momento determinado. Las propiedades del suelo (densidad aparente y textura) y los datos climáticos diarios (radiación, temperatura y precipitación) son entradas del modelo. Los factores de estrés hídrico y N se calculan diariamente para simular la tasa de crecimiento y la biomasa acumulada (Dzotsi *et al.*, 2013).

La integración entre los modelos SALUS y MDP consistió en la transferencia de información de acumulación diaria de biomasa como datos de salida (*output*) de

SALUS, que fueron incorporados como datos de entrada (*input*) para ejecutar la simulación del MDP. Con esa información, más la de temperatura diaria y la fecha y altura post-pastoreo en cada potrero, el MDP simuló la morfología de las plantas (*i.e.* número y largo de hojas) y predijo la digestibilidad de la pastura para cada potrero en rotación. Esta integración conceptual mediante una “conexión en serie” ya ha sido utilizado previamente en trabajos de modelación (*e.g.* Chapman *et al.*, 2008). La transferencia de información de una herramienta analítica a la otra fue diaria para cada uno de los 16 potreros del tambo (8 de festuca alta y 8 de raigrás perenne). Las simulaciones se realizaron durante las 4 semanas de principio de verano que duró el Exp.4 (desde el 24/06/2016 al 18/07/2016). Los datos de precipitación, radiación y temperatura registrados en la estación meteorológicas ubicadas a <1 km del sitio experimental se utilizaron como entrada diaria para los modelos.

Adicionalmente se comparó las predicciones de DFDN de la integración SALUS&MDP con las predicciones del modelo lineal DFDN-biomasa reportado por Nave *et al.* (2013), con el fin de evaluar la robustez de la asociación negativa que existe entre la calidad nutritiva de las pasturas y la biomasa acumulada para festuca alta en diferentes potreros en rotación.

5. RESULTADOS

5.1. Parametrización del modelo

Los valores de los parámetros ajustados para el modelo MDP se presentan en la Tabla 4. En una primera etapa, los parámetros del modelo se estimaron a partir de datos que representan las condiciones de rebrote de festuca alta; luego, esos parámetros se reajustaron para representar las condiciones de raigrás perenne.

Para festuca alta, se usó la información proveniente de una descripción muy detallada (a escala de mecanismo) de la dinámica de morfogénesis y calidad nutritiva de láminas de dos cultivares de dicha especie con diferente tipo de hoja (Insua *et al.*, 2017). Los valores de la VMF y los siete parámetros de calidad nutritiva (Tabla 4) derivaron del Exp.1 y fueron reportados en Insua *et al.* (2017). Para la variable de IAH, los términos a y b de la Ec.4 se ajustaron a $-1,8886$ y $47,6$, respectivamente, proporcionando un rango de valores de IAH (entre ~ 80 a 300 °Cd) similar a lo observado experimentalmente en rebrotes de festuca alta (Skinner y Nelson, 1995).

Para raigrás perenne, el más rápido recambio foliar que presenta esta especie en comparación a festuca alta (Lemaire *et al.*, 2009) se representó adecuadamente al reducir la VMF de 630 a 330 °C (Chapman y Lemaire, 1993). En línea con esa mayor velocidad de aparición y muerte de hoja de raigrás perenne, los parámetros relacionados al IAH y la TEF se incrementaron dos veces en relación a los ajustados para festuca alta (Tabla 4). Para representar las diferencias en calidad nutritiva reportadas en trabajos comparativos entre raigrás y festuca alta (Lowe *et al.*, 2000; Callow *et al.*, 2003; Cullen *et al.*, 2017), los parámetros de raigrás se reajustaron disminuyendo 5 puntos porcentuales el contenido mínimo de FDN y aumentando 20 puntos porcentuales el valor máximo de DFDN establecido para festuca alta (Tabla 4).

Tabla 4. Parámetros del modelo MDP ajustado a valores promedios de dos cultivares de festuca alta observados en el Exp. 1 (Insua *et al.*, 2017). Los valores para raigrás perenne se reajustaron con respecto a festuca alta.

Símbolo	Parámetro	Unidad	Festuca	Raigrás [#]
T_b	Temperatura base	°C	4	=
VMF	Vida Media Foliar	°Cd	630	330
α	Fracción vaina y altura de pastura	cm/cm	0,71 [*]	=
TEV	Tasa de elongación de vaina	cm/°Cd	0,0081 [*]	=
υ	Efecto de vaina sobre crecimiento	cm/cm/°Cd	0.009 [*]	x2
IAH	a y b en Ec. 4	-	En texto [*]	x2
L_{FDN}	Efecto del largo foliar sobre FDN	%/cm	0,106	=
L_{DFDN}	Efecto del largo foliar sobre DFDN	%/cm	-0,529	=
$\bar{\delta}_{DFDN-V}$	Envejecimiento de DFDN en VMF	%/°Cd	-0,0398	=
$\bar{\delta}_{DFDN-S}$	Envejecimiento de DFDN en senescencia	%/°Cd	-0,1206	=
FDN_0	Mínimo contenido de FDN en láminas (teórico)	%	51,5	46,5
$DFDN_0$	Máxima DFDN en láminas	%	70,1	90,1
FDN_S	Contenido de FDN en tejido foliar senescente	%	64,9	=

* Calculado para el cultivar El Palenque Plus.

Valores reajustados con respecto a festuca alta.

5.2. Evaluación del modelo

5.2.1. Argentina (ARG)

Para ARG, los datos estimados con el modelo MDP se evaluaron mediante comparaciones con los datos de morfogénesis y calidad nutritiva observados en rebrotes de pasturas bajo dos tratamientos de altura de remanente (Exp.2); y con las estimaciones de DMS simuladas por el modelo DairyMod para dichas condiciones. Adicionalmente se realizó un análisis de sensibilidad para cuantificar la relativa importancia de las relaciones y parámetros que utiliza el modelo para predecir la morfogénesis y calidad de las pasturas.

5.2.1.1. Comparaciones con datos observados

Los resultados de la evaluación del modelo MDP para estimar la morfogénesis y calidad nutritiva de pasturas de festuca alta del Exp.2 fueron publicados recientemente en Insua; Agnusdei *et al.* (2018). En términos generales, las estimaciones de las variables morfogenéticas fueron similares a los datos experimentales registrados durante la VMF – primeros 630 GDC del rebrote – (Tabla 5). Los desvíos entre valores estimados y observados de TEF, IAH y NHV para las alturas de remanente Bajas (4 cm) y Altas (10 cm) fueron menores al error estándar de las medias registradas en el campo. A su vez, la apreciación visual de la Figura 9 indica que en general la dinámica temporal de las variables morfológicas simuladas coincidió con los valores de datos observados, especialmente hasta los ~750 GDC. El mayor NHV ($p < 0,05$) de menor LL ($p < 0,05$) que mostró la pastura Baja (Figura 9a y b) estuvo dado por el menor IAH ($p < 0,05$) y TEF ($p < 0,05$) respecto de la pastura Alta (Tabla 5). El mayor NHV no compensó el menor LL, determinando que el LT de la pastura Baja sea inferior ($p < 0,05$) que el de Alta (Figura 9c). Vale aclarar que la producción de forraje no varió entre tratamientos ($p > 0,05$) debido a que el menor LT por macollo de la pastura Baja fue compensado por un mayor número de macollos ($p < 0,05$) con respecto a la pastura Alta (Insua *et al.*, en prensa). En la pastura Baja, LT fue sobreestimada 21 ± 9 cm después de la VMF debido a una sub-estimación de 7 ± 10 cm en la acumulación de senescencia foliar.

Tabla 5. Variables morfogenéticas foliares observadas y estimadas por el modelo MDP durante la VMF de rebrotes de festuca alta manejados a diferente altura de remanente: Baja (4 cm) y Alta (10 cm).

Variables morfogenéticas	Altura de remanente	Promedio		Desvío (Observado-Estimado)	
		Observado	Estimado		(%)
TEF (cm/día/macollo)	Baja	1,4 (0,3)	1,7	-0,3	21
	Alta	2,3 (0,1)	2,4	-0,1	4
IAH (°Cd)	Baja	230 (59)	242	33	12
	Alta	340 (84)	304	50	14
NHV (hojas/macollo)	Baja	2,5 (0,5)	2,4	0,1	4
	Alta	2,0 (0,2)	2,1	-0,1	5

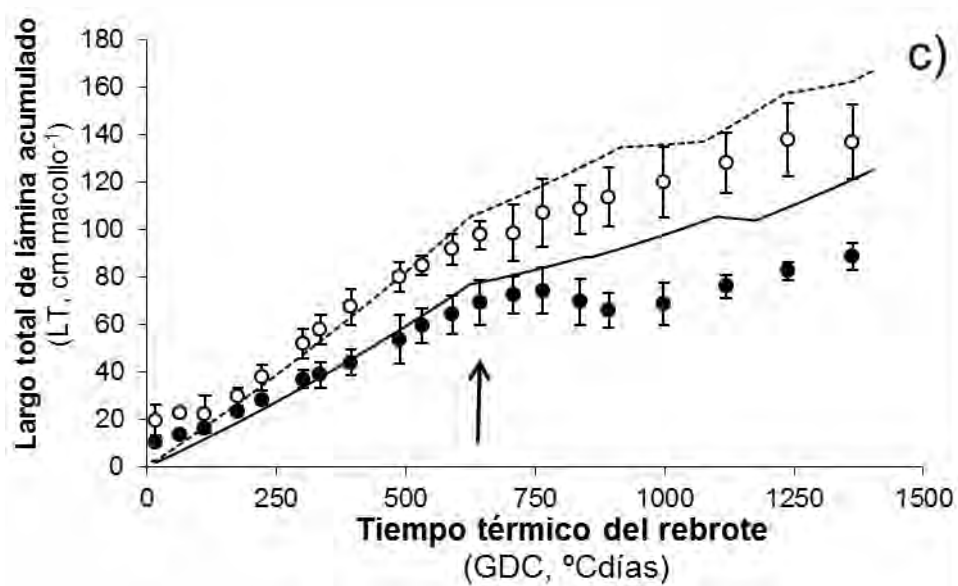
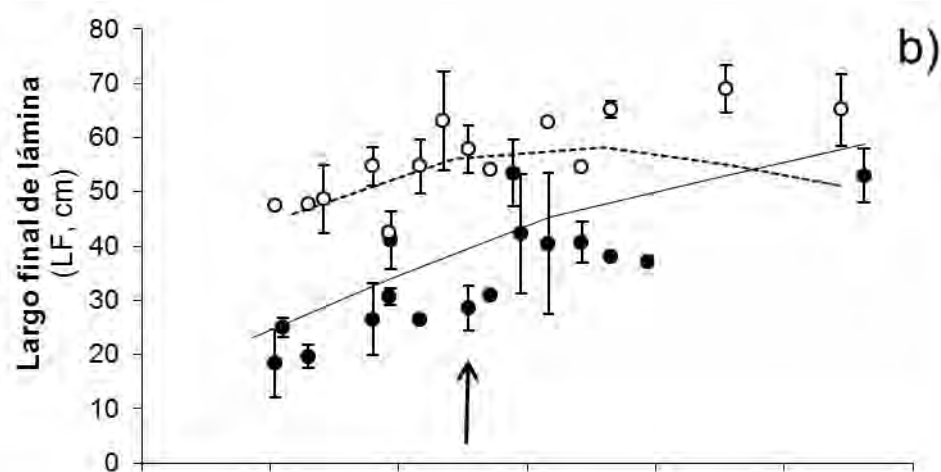
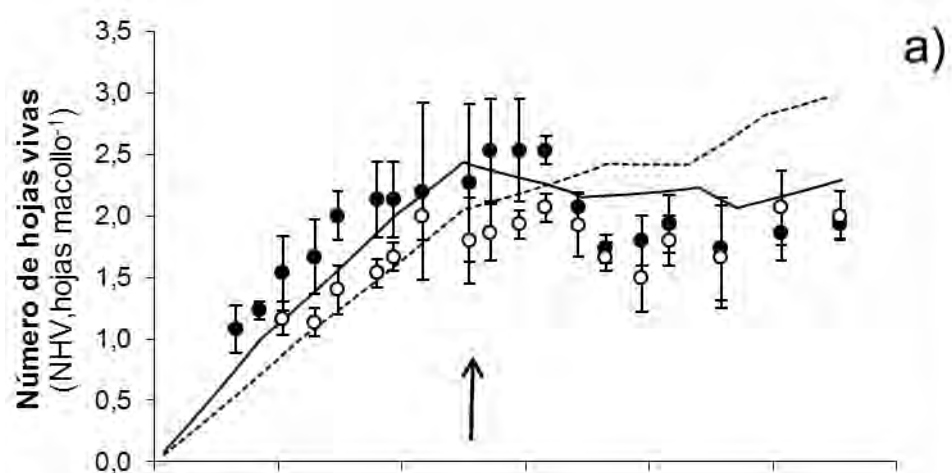


Figura 9. Datos observados (símbolos) y estimados por el modelo MDP (líneas) durante el tiempo térmico (GDC) del rebrote en pasturas de festuca alta manejadas con dos alturas de remanente: Baja (●, línea continua) y Alta (○, línea punteada). Las flechas indican fin de la vida media foliar (VMF). Barras indican desvío estándar de la media.

La reducción del LF ($p < 0,05$) que mostró la pastura Baja con respecto a la Alta se asoció a un incremento ($p < 0,05$) en la DFDN y DMS de las hojas, sin diferencias ($p > 0,05$) en el contenido de FDN (Figura 10). La Figura 10 muestra que el modelo MDP predijo adecuadamente la mayor DMS foliar de la pastura Baja respecto de la Alta, estimada a través de la dinámica de sus dos componentes: FDN y DFDN. Los ajustes entre observados y estimados mostraron alta precisión predictiva para las tres variables (FDN= $1,16x-5$, $R^2=98$, $p < 0,05$; DFDN= $0,67x+14$, $R^2=92$, $p < 0,05$; DMS= $0,79x+9$, $R^2=94$, $p < 0,05$;) con valores cercanos a los parámetros de intercepto cero (todos $p > 0,05$) y pendiente uno (todos $p > 0,05$). Las estimaciones de las variables de digestibilidad (DMS y DFDN) resultaron muy similares a los datos observados (v y Cd cerca de línea 1:1, Tabla 7). La alta precisión del modelo MDP para predecir las tres variables de calidad nutritiva, medida por el R^2 y los valores de r cercanos a 1 (Tabla 7), se corresponden con la capacidad que tuvo el modelo para detectar la dinámica de FDN, DFDN y DMS a lo largo del tiempo de rebrote (Figura 10). Para el caso particular de FDN, a pesar de que el modelo mostró una alta precisión para estimar los cambios de FDN en el tiempo (Figura 10), esta variable fue sistemáticamente subestimada ~5 puntos porcentuales en ambos tratamientos. Con respecto al contenido de FDN, el modelo MDP mostró una alta precisión de predicción (mayores valores de R^2 y r , Tabla 7) pero con una ligera subestimación sistemática, indicado por una EM negativa (Tabla 7), que se aprecia visualmente en la Figura 10a.

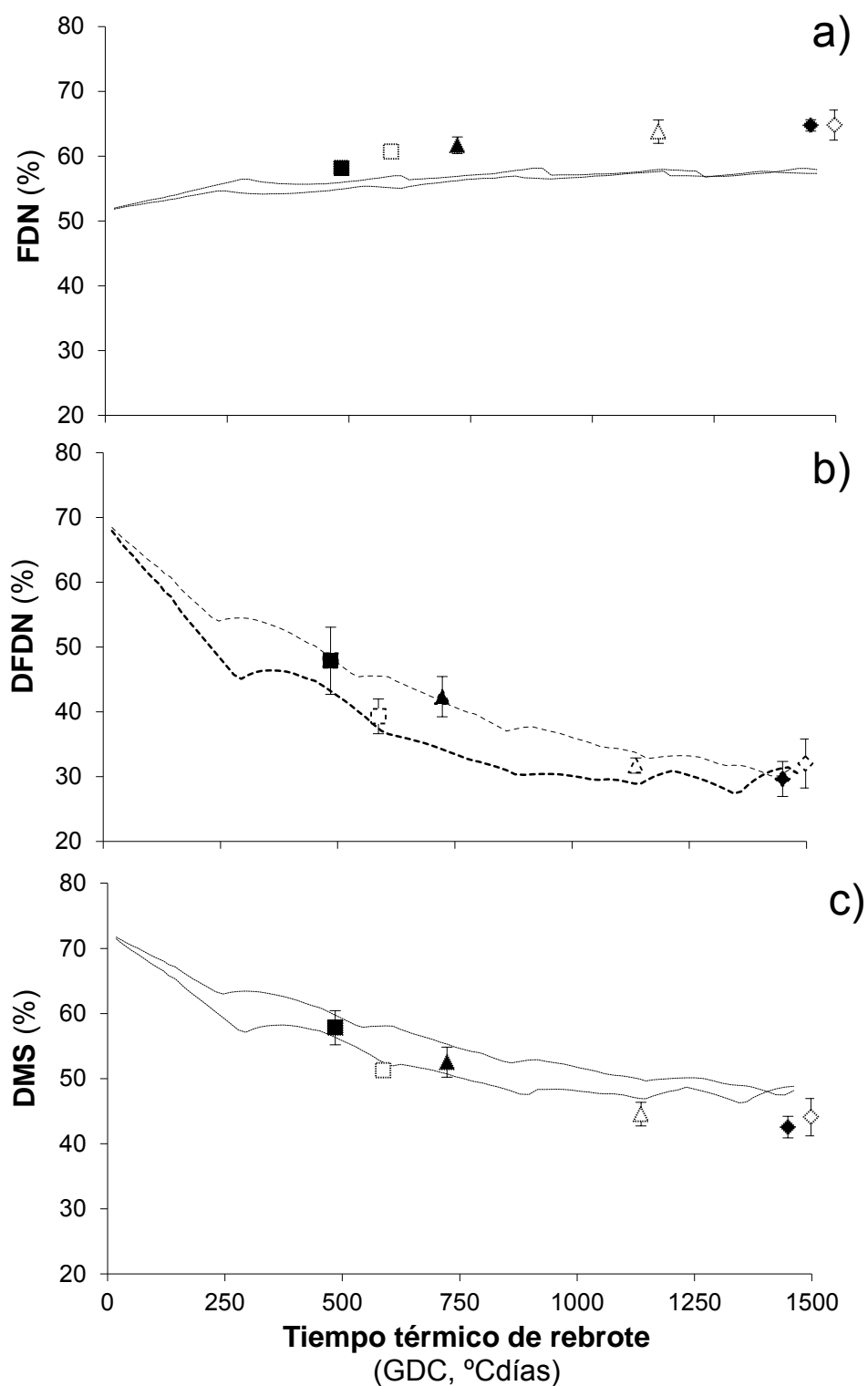


Figura 10. Valores observados (símbolos) y estimados por el modelo MDP (líneas) para el contenido de fibra detergente neutro (FDN, %) y la digestibilidad de la FDN (DFDN, %) y de la materia seca (DMS, %) durante el tiempo térmico de rebrote (GDC) de pasturas de festuca alta manejadas con dos alturas del remanente: Baja (4 cm, negro, líneas continuas) y Alta (10 cm, blanco, líneas punteadas). Símbolos indican los estados de hojas: H2 (■□), H3 (▲△) y H4 (◆◇). Barras indican el desvío estándar de la media.

5.2.1.2. Comparaciones con datos estimados por DairyMod

El análisis estadístico y visual de la performance del modelo MDP y del modelo DairyMod para estimar la calidad nutritiva de rebrotes de festuca alta bajo dos alturas de remanente se muestran en la Tabla 7 y la Figura 11, respectivamente. Para la totalidad de datos obtenidos en el Exp. 2., los desvíos promedio entre el conjunto de datos de calidad nutritiva estimados por el modelo MDP con los datos observados fueron inferiores a ± 5 puntos porcentuales, con un rango de CME entre 4 y 13% (siempre $<$ del 5% de la media observada). El desvío entre valores de DMS observados y esperados fue < 2 puntos porcentuales de DMS para el modelo MDP y > 11 puntos porcentuales para el DairyMod. Según los valores de R^2 y r , la precisión del DairyMod para estimar la DMS fue notablemente inferior a la del modelo MDP (Tabla 7). En la Figura 11 se observa que el 83% de las estimaciones del modelo MDP para todo el conjunto de datos de calidad nutritiva se ubicaron dentro del rango de precisión aceptable de $\pm 4,3$ puntos porcentuales. Mientras que las estimaciones de DMS del modelo MDP cayeron todas dentro del rango de precisión aceptable, ninguna estimación del DairyMod cayó dentro de ese rango debido a la sobreestimación de 5-15 puntos porcentuales de DMS (Figura 11). El valor del CCC para el modelo MDP fue de $\sim 0,91$, lo que indica una alta precisión y una moderada-alta exactitud (debido a un similar valor de $r = 0.97$) para predecir DMS entre los diferentes estados de hoja de las pasturas con distintos tratamientos de altura de remanente. Esto no ocurrió para el caso del DairyMod donde estos indicadores fueron marcadamente más bajos (Tabla 7).

5.2.1.3. Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad muestra que cambios en $\pm 30\%$ el valor de los parámetros ajustados durante la parametrización del modelo produjeron cambios en el rango de 1-20% la DMS, 0-48% el NHV y 0-18 % el largo de vaina comparado con una defoliación a 630 GDC y 5 cm de remanente. Las variaciones en el NHV y largo del vaina fueron más sensibles a los cambios de los parámetros morfogénéticos como VMF, α , TEV ; mientras que la DMS resultó más sensible a los cambios de los parámetros de calidad nutritiva como FDN_0 y $DFDN_0$ (Tabla 6).

Tabla 6. Sensibilidad ante cambios de $\pm 30\%$ el valor de los parámetros del modelo para la digestibilidad de la materia seca (DMS), el número de hojas vivas (NHV) y el largo del vaina (LV a los 630 °Cd de rebrotes de pasturas de festuca alta provenientes de una altura de remanente de 5 cm. Los cambios se expresan en relación a los datos simulados con la parametrización original del modelo (cambio/original) cuyos valores fueron de 58,9% DMS; 2,5 hojas/macollo de NHV y 8,5 cm de LV.

Símbolo	Parámetro	DMS		NHV		LV	
		+ 30%	- 30%	+ 30%	- 30%	+ 30%	- 30%
<i>VMF</i>	Vida Media Foliar	1	-7	24	-24	18	-17
α	Fracción vaina y altura de pastura	-2	1	-8	12	12	-12
<i>TEV</i>	Tasa de elongación de vaina	-1	1	-5	13	17	-17
υ	Efecto de vaina sobre crecimiento	-2	2	0	0	0	0
<i>IAH</i>	Intervalo de aparición de hoja	-7	3	-24	48	0	0
L_{FDN}	Efecto del largo foliar sobre FDN	-1	1	0	0	0	0
L_{DFDN}	Efecto del largo foliar sobre DFDN	-4	4	0	0	0	0
δ_{DFDN-V}	Envejecimiento de DFDN	-2	2	0	0	0	0
FDN_0	Mínimo contenido de FDN en láminas (teórico)	-10	10	0	0	0	0
$DFDN_0$	Máxima DFDN en láminas (teórico)	20	-20	0	0	0	0

Tabla 7. Resumen estadístico de la performance del modelo MDP en comparación al DairyMod para estimar la digestibilidad de la materia seca (DMS, %) de rebrotes de festuca alta bajo dos alturas de remanente: bajo (4 cm) y alto (10 cm). Adicionalmente se incluyen los estadísticos de la performance del modelo MDP para estimar el contenido de fibra detergente neutro (FDN, %) y la digestibilidad de la FDN (DFDN, %).

Estadísticos	MDP			DairyMod
	FDN	DFDN	DMS	DMS
Promedio Observado	62,3	37,1	48,8	48,8
Promedio estimado	58,1	33,9	49,5	59,4
Desvío medio	4,2	3,2	-0,7	-10,6
Cuadrado Medio de Error (CME)	4,2	4,8	2,1	11,3
%E	6,8	13	4,2	23
R ²	0,98	0,92	0,94	0,73
Coefficiente de correlación de Pearson (r)	0,99	0,96	0,97	0,85
Eficiencia del Modelo (EM)	-2,10	0,46	0,86	-3,24
Tasa de varianza (v)	1,17	0,70	0,82	2,97
Coefficiente de correlación del desvío (C _d)	0,99	0,93	0,89	0,6
Coefficiente de correlación-concordancia (CCC)	0,98	0,90	0,86	0,52
Número de observaciones	18	18	18	18

Valores estimados y observados iguales, corresponden a CME = 0; R² = 1; MPE = 0; EM = 1 (EM > 1: más variación en observados que estimados); v = 1 (v > 1: más variación en observados que estimados); C_d = 1 (bajos valores indican desvíos de la línea 1:1); CCC = 1 (bajos valores indican desvíos de la línea 1:1).

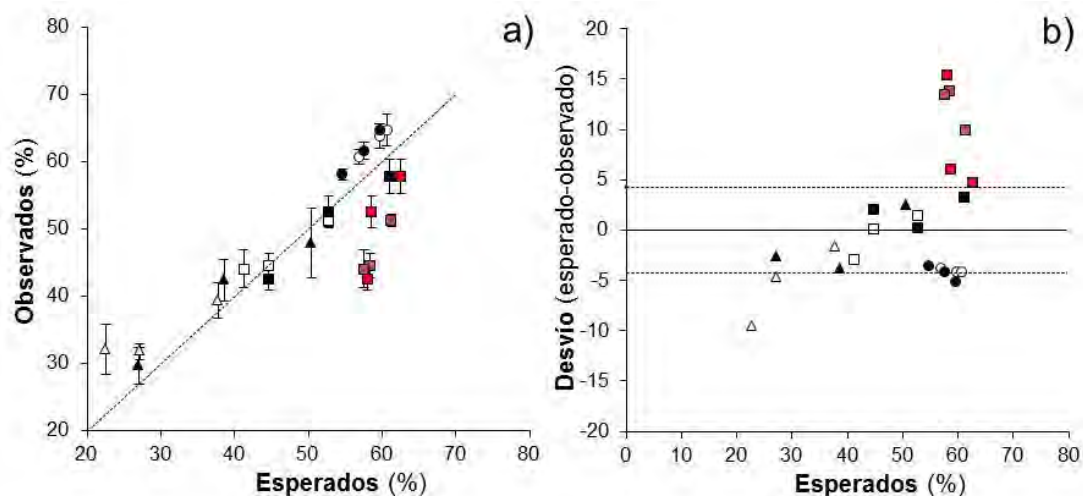


Figura 11. Valores de calidad nutritiva de hojas observados y estimados a) y desvíos (estimado-observado) b) para el estado de 2, 3 y 4 hojas acumuladas por macollo (H2, H3, H4, respectivamente). Los símbolos denotan los valores de contenido de fibra detergente neutro (FDN, ● ○) y la digestibilidad de la FDN (DFDN, ▲ △) y de la materia seca (DMS, ■ □) para los rebrotes de festuca alta estimados por el modelo MDP bajo dos alturas de remanentes: Bajo (4 cm, negro) y Alto (10 cm, blanco). Adicionalmente se agregaron los datos de DMS estimados por el modelo DairyMod (rojo). Barras indican desvío estándar de la media. Función ajustada para el modelo MDP en a): $y=0,92x+6$, $R^2=93$, $p<0,05$. El rango de precisión aceptable (líneas punteadas) es el \pm desvío estándar de la media observada ($\pm 4,3$ puntos porcentuales). En a) línea punteada indica ajuste 1:1.

5.2.2. Estados Unidos (USA)

Para USA, los datos estimados con el modelo MDP se evaluaron mediante comparaciones con datos de morfología y calidad nutritiva de macollos observados en el Exp.3 para dos tipos de pasturas creciendo a partir de tres alturas de remanente, y con las estimaciones de DFDN del modelo lineal simple de DFDN-biomasa acumulada propuesto por Nave *et al.* (2013).

5.2.2.1. Comparaciones con datos observados

La reducción de la altura del remanente en el Exp.3 acortó el largo final de las hojas producidas durante los rebrotes de primavera y verano, mejorando ($p<0,05$) la DFDN y la DMS de ambas pasturas. En general, el modelo MDP estimó adecuadamente la longitud de las hojas (CME = 6,2 cm), el estado de hoja (CME = 0,7 hojas/macollo), la FDN (CME = 3,4%), DFDN (CME = 7,8%) y DMS (CME = 4,8%) de ambas pasturas (Tabla 8).

La longitud de hoja fue estimada con mayor precisión (%E = 23%, $R^2 = 92\%$) que el estado de hoja (%E = 39%, $R^2 = 70\%$) en ambas especies (Figura 12a y b). Aunque el estado de hoja fue estimado adecuadamente para festuca alta (CME = 0,5 hojas, %E = 29%, $R^2 = 60\%$), fue menos preciso para raigrás perenne (CME = 0,9 hojas, %E = 46%, $R^2 = 33\%$). Hubo una buena coincidencia entre la dinámica de DMS observada y estimada (Figura 12c) a través de sus dos componentes: FDN y DFDN (Tabla 8). De esas tres variables de calidad nutritiva, los ajustes entre observados y estimados mostraron mayor precisión predictiva para DFDN y DMS que para FDN (DFDN= $0,89x+12$, $R^2=85$, $p<0,05$; DMS= $0,94x+7$ $R^2=86$, $p<0,05$; FDN= $1,14x-9$ $R^2=59$, $p<0,05$) y valores más cercanos a los parámetros de intercepto cero (todos $p>0,05$) y pendiente uno (todos $p>0,05$). La apreciación visual de la Figura 12c indica que en general la dinámica de DMS del conjunto de hojas acumuladas que fueron simuladas por el modelo MDP coincidieron con los datos observados para festuca alta y raigrás perenne en los rebrotes de primavera y verano, con diferencias menores a 5 puntos porcentuales.

Tabla 8. Resumen estadístico de la performance del modelo MDP para estimar la longitud foliar (cm), el estado de hoja (hojas/macollo), el contenido de fibra detergente neutro (FDN, %) y la digestibilidad de la FDN (DFDN, %) y de la materia seca (DMS, %) de pasturas de festuca alta y raigrás perenne bajo diferentes tratamientos de altura de remanente (3, 6 y 12 cm) durante rebrotes de primavera y verano del Exp. 3. Cuadrado medio de error en términos absolutos (CME), relativo a la media observada (%E) y coeficiente de correlación de Pearson (r).

	Promedio							
	Observado	Estimado	Desvío	CME	%E	R²	r	n
Largo foliar (cm)								
Todo	27,3	27,4	-0,1	6,2	0,23	0,85	0,92	22
Festuca	30,4	31,2	-0,8	7,6	0,25	0,82	0,91	13
Raigrás	22,9	22,0	0,9	3,1	0,13	0,86	0,93	9
Estado hoja (hojas/macollo)								
Todo	1,8	2,1	-0,2	0,7	0,39	0,49	0,70	36
Festuca	1,7	1,7	0,0	0,5	0,29	0,60	0,78	21
Raigrás	2,0	2,5	-0,5	0,9	0,46	0,33	0,58	15
FDN (%)								
Todo	51,5	53,0	-1,4	3,4	0,07	0,59	0,77	36
Festuca	53,5	54,9	-1,4	3,8	0,12	0,66	0,81	21
Raigrás	48,8	50,2	-1,4	2,8	0,06	0,31	0,55	15
DFDN (%)								
Todo	64,8	59,3	5,5	7,8	0,12	0,85	0,92	36
Festuca	56,8	50,3	6,5	8,8	0,16	0,77	0,88	21
Raigrás	75,9	71,8	4,1	6,0	0,08	0,58	0,76	15
DMS (%)								
Todo	69,4	66,1	3,3	4,8	0,07	0,86	0,93	36
Festuca	64,5	60,6	3,9	5,4	0,09	0,82	0,91	21
Raigrás	76,2	73,8	2,4	3,6	0,05	0,56	0,75	15

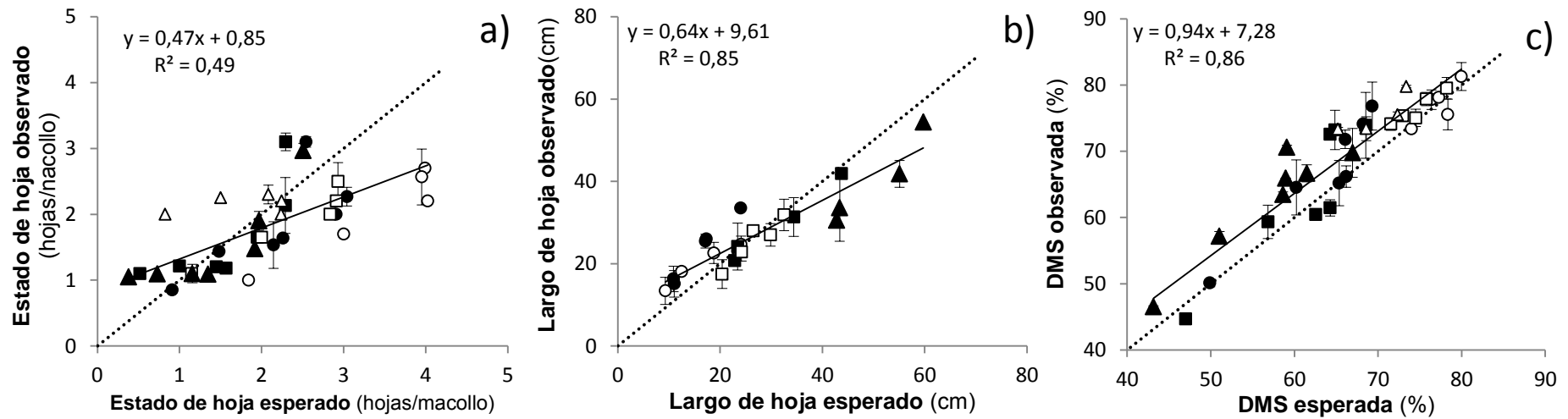


Figura 12. Valores de estado de hoja (a), longitud de la lámina foliar (b) y digestibilidad de la materia seca (DMS, c) observados y estimados por el modelo MDP para pasturas de festuca alta (negro) y raigrás perenne (blanco) durante los rebrotes de primavera y verano del Exp.3. Los símbolos denotan los tres tratamientos de altura de remanente (bajo, ● ○; medio, ■ □; alto, ▲ △). Barras indican desvío estándar de la media. En a) línea punteada indica ajuste 1:1.

5.2.2.2. Comparaciones con datos estimados por el modelo DFDN-biomasa

En comparación con el modelo lineal simple de DFDN-biomasa propuesto por Nave *et al.* (2013), el modelo MDP estimó de manera muy precisa las diferencias en DFDN de las pasturas debidas a los tratamientos de altura de remanente observados en ambas estaciones del Exp.3. Esto se vio claramente reflejado en los valores de los estadísticos v y C_d del modelo MDP cercanos a uno (Tabla 9), y en la Figura 13a, con los ajustes entre observados y estimados para DFDN ($DFDN=0,99x+7$, $R^2=77$, $p<0,05$) con valores para los parámetros de intercepto de 6,8 ($p>0,05$) y pendiente cercano a uno (0,99, $p>0,05$). Esto no ocurrió de la misma forma para el caso del modelo DFDN-biomasa ($DFDN=1,41x-26$, $R^2=40$, $p<0,05$) donde los indicadores de precisión predictiva (Tabla 9) fueron marcadamente más pobres que los del modelo MDP (2,2 vs. 1,1 y 0,72 vs. 0,99 para los promedios de v y C_d , respectivamente).

Es importante resaltar aquí que la gran diferencia que mostraron ambos modelos en los valores del R^2 del ajuste entre observados y estimados (77% vs 40%) indica que el modelo MDP mostró una gran habilidad para captar las variaciones debidas a los efectos de los tratamientos de altura de remanente que no eran explicadas por la biomasa acumulada. Este hecho también se aprecia visualmente en la Figura 14a, donde adicionalmente se puede observar que el modelo MDP tendió a subestimar la DFDN con respecto a los datos observados. Esa subestimación fue sistemática alrededor de 6 puntos porcentuales de DFDN (Figura 13a) produciendo que solo el 29% de las estimaciones de DFDN de festuca alta se ubicaran dentro del rango de precisión aceptable (Figura 13b). Para el modelo lineal DFDN-biomasa, por su parte, el 38% de las estimaciones cayó dentro de ese rango, sin mostrar un claro patrón de comportamiento de los desvíos en función de la biomasa (Figura 13b). No obstante la Figura 14b muestra que el modelo DFDN-biomasa tendió a perder precisión de estimación (sobrestimar) con el avance del rebrote (tres símbolos por debajo de la línea 1:1). El valor del CCC para el modelo MDP fue ~ 2 veces superior al del modelo lineal DFDN-biomasa (87 vs 45), lo que indica una marcada mayor precisión y exactitud (debido a un similar valor con el r : 0,88 y 0,63, respectivamente) para predecir la DFDN entre los diferentes estados de hoja de las pasturas de festuca alta con distinto tratamientos de altura de remanente.

Tabla 9. Resumen estadístico de la *performance* del modelo MDP en comparación al modelo lineal con la biomasa Nave *et al.* (2013) para estimar la digestibilidad de la FDN (DFDN, %) de rebrotes de festuca alta bajo tres alturas de remanente (bajo, 3 cm; medio, 6 cm; alto, 12 cm) durante rebrotes de primavera (n = 4) y verano (n = 3) del Exp. 3.

Estadístico	Modelo MDP			Modelo lineal DFDN-biomasa		
	Bajo	Medio	Alto	Bajo	Medio	Alto
Promedio Observado	60,7	55,7	54,4	60,7	55,5	54,4
Promedio estimado	54,9	51,2	44,8	62,8	59,1	55,0
Desvío medio	5,7	4,3	9,5	-2,1	-3,6	-0,6
Cuadrado Medio de Error (CME)	7,0	8,7	10,4	8,5	12,0	9,4
%E	12	16	19	14	22	17
R ²	0,89	0,75	0,86	0,64	0,58	0,13
Coefficiente de correlación de Pearson (r)	0,94	0,87	0,93	0,80	0,76	0,36
Eficiencia del Modelo (EM)	0,62	0,64	-0,08	0,44	0,31	0,12
Tasa de varianza (ν)	1,2	1,4	0,9	2,5	3,2	2,1
Coefficiente de correlación del desvío (C _d)	0,98	0,92	1,0	0,62	0,53	0,59
Coefficiente de correlación-concordancia (CCC)	0,92	0,80	0,92	0,49	0,41	0,22
Número de observaciones	7	7	7	7	7	7

Valores estimados y observados iguales, corresponden a CME = 0; R² = 1; MPE = 0; EM = 1 (EM > 1: más variación en observados que estimados); ν = 1 (ν > 1: más variación en observados que estimados); C_d = 1 (bajos valores indican desvíos de línea 1:1); CCC = 1 (bajos valores indican desvíos de línea 1:1).

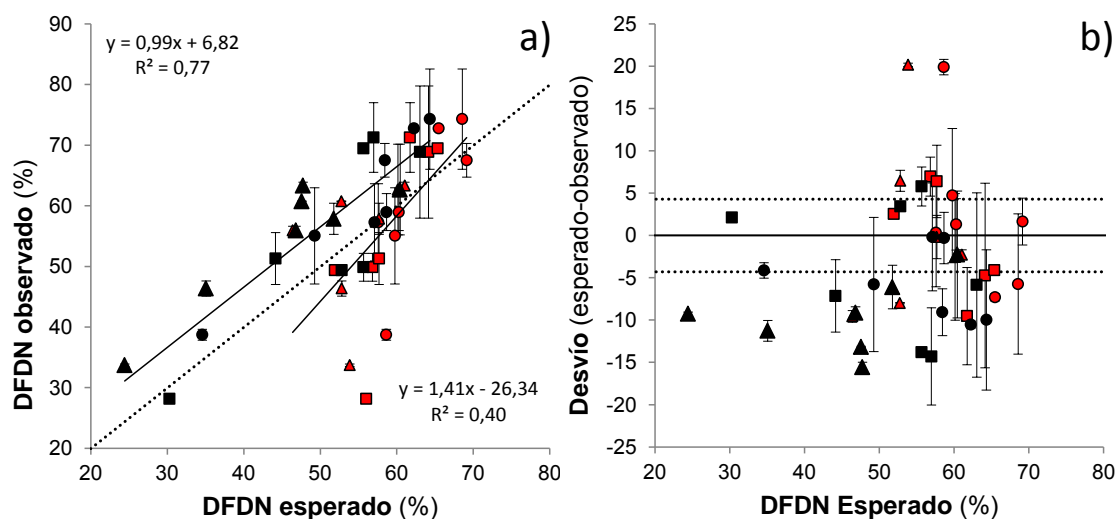


Figura 13. Valores de digestibilidad de la fibra detergente neutra (DFDN) de hojas observados y estimados (a) y desvíos (estimado-observado) (b) de rebrotes de festuca alta bajo tres alturas de remanentes: bajo (3 cm, círculo), medio (6 cm, cuadrado) y alto (12 cm, triángulo). Los símbolos negros corresponden a los valores estimados por el modelo MDP y los rojos a los estimados en base al modelo lineal simple DFDN-biomasa acumulada propuesto por Nave *et al.* (2013). Barras indican desvío estándar de la media observada. El rango de precisión aceptable (líneas punteadas) es ± 5 puntos porcentuales (10% de la media observada).

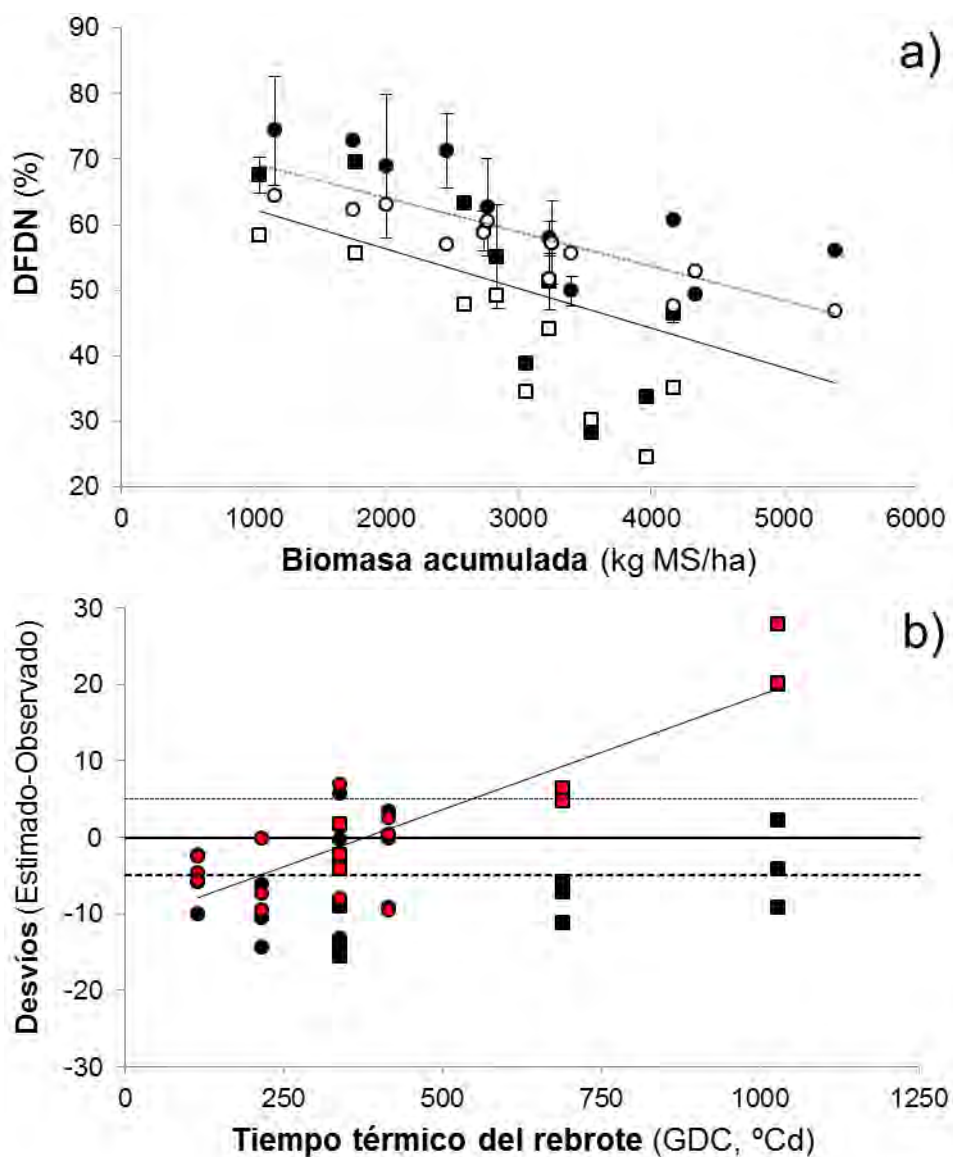


Figura 14. Valores de digestibilidad de la fibra de detergente neutro (DFDN) de hojas observados (negro) y estimados por el modelo MDP (blanco) en relación a la biomasa acumulada (kg MS/ha) (a); y desvíos (estimado-observado) en relación al tiempo térmico del rebrote expresado en GDC para el modelo MDP y el modelo lineal biomasa-NDFD (rojo) (b). Círculos y cuadrados simbolizan datos de primavera y verano, respectivamente. En a) línea punteada muestra el modelo lineal simple ($DFDN = -0,0052x + 74,599$) propuesto por Nave *et al.* (2013) y en línea continua el ajuste de los valores estimados por el modelo MDP y la biomasa ($DFDN = -0,0060 + 68,36$; $R^2 = 34$; $p < 0,05$; $n = 21$).

5.3. Uso del modelo

Una vez evaluado satisfactoriamente, el modelo MDP fue usado *i)* individualmente para evaluar distintas combinaciones de frecuencia e intensidad de defoliación y *ii)* en integración con un modelo de crecimiento de plantas (SALUS&MDP) previamente

calibrado en Insua; Utsumi *et al.* (2018b), para la ayuda de toma de decisiones en el manejo del pastoreo rotativo.

5.3.1. Interacción entre frecuencia e intensidad de pastoreo

Tanto la DFDN (Figura 15) como la DMS de las láminas disminuyeron de similar forma a medida que aumentaba el intervalo y la altura de la defoliación. A su vez, las diferencias en calidad nutritiva comparadas al mismo momento del rebrote (e.g. en VMF, línea gris en la Figura 15) coincidieron con las diferencias en la estructura morfológica de las plantas en respuesta a la altura del remanente (Figura 16). Un dato adicional que se desprende de las salidas de simulación representadas en la Figura 16 es que la altura de remanente influyó en la proporción en que cada hoja aporta al total de la biomasa acumulada. El aporte con que contribuyó la hoja 1, 2 y 3 para dicha cosecha en la VMF, fue de 19, 33, 48% para la altura de 3 cm de remanente, 26, 43, 31% para la altura de 5 cm de remanente y 39, 52, 9% para la altura a 10 cm de remanente.

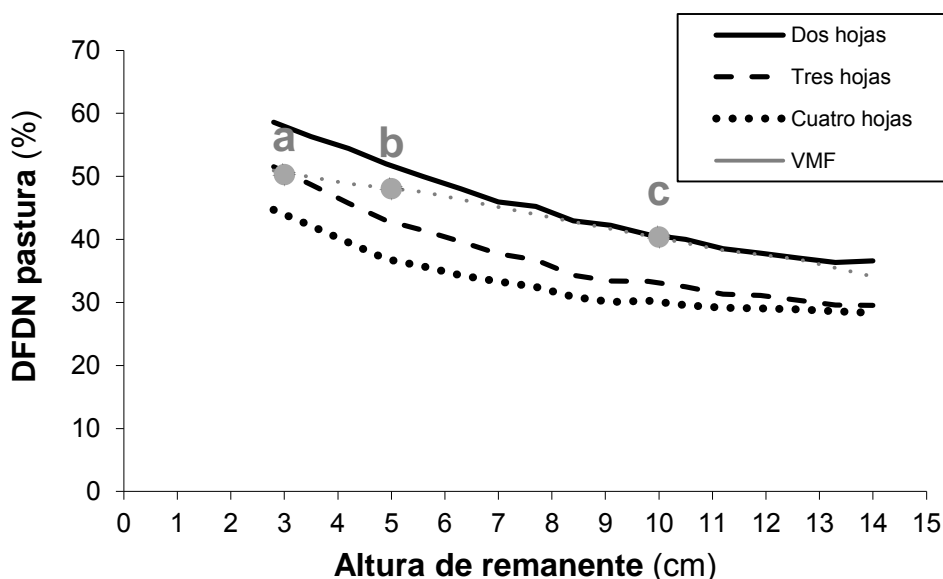


Figura 15. Variaciones en la digestibilidad de la fibra de detergente neutro (DFDN) estimadas para rebrotes de pasturas de festuca alta bajo diferentes alturas del remanente e intervalos de defoliación (estado de dos, tres y cuatro hojas acumuladas por macollo y en vida media foliar, VMF = 630 GDC). Letras a, b y c denotan la DFDN de pasturas en VMF para alturas de remanente a 3 (49,3% DFDN), 5 (48,1% DFDN) y 10 cm (40,4% DFDN), respectivamente.

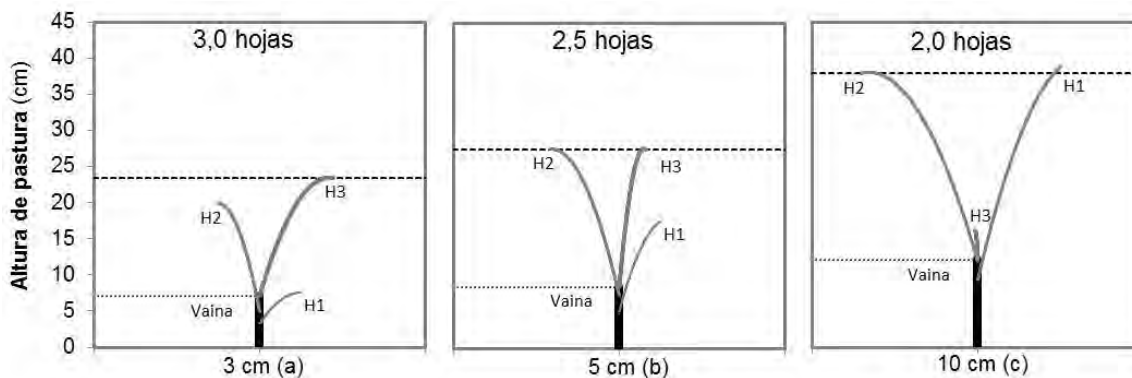


Figura 16. Salidas gráficas de simulación de la estructura morfológica de macollos de pasturas justo antes del inicio de la senescencia (VMF, 630 GDC). Ejemplos de tres simulaciones de pasturas creciendo bajo tres alturas de remanente de pasturas diferentes (3, 5 y 10 cm). Letras (a), (b) y (c) se corresponden con la Figura 15.

Los valores nutritivos más altos de las pasturas se observaron con las alturas de remanentes más bajas (<4 cm) y defoliaciones entre dos y tres hojas (Figura 17). Por el contrario, las simulaciones de manejos con remanentes de mayor altura (> 9 cm) requirieron defoliaciones alrededor de las dos hojas para evitar la acumulación de tejido foliar senescente y la concomitante disminución de calidad nutritiva. Para las alturas de remanente comúnmente usadas en pasturas bien manejadas (4-9 cm), el modelo MDP predijo que el máximo intervalo de defoliación establecido por el inicio de la senescencia (VMF, línea gris en la Figura 15) osciló entre dos y tres hojas acumuladas por macollo, permitiendo alcanzar valores nutritivos medios-altos.

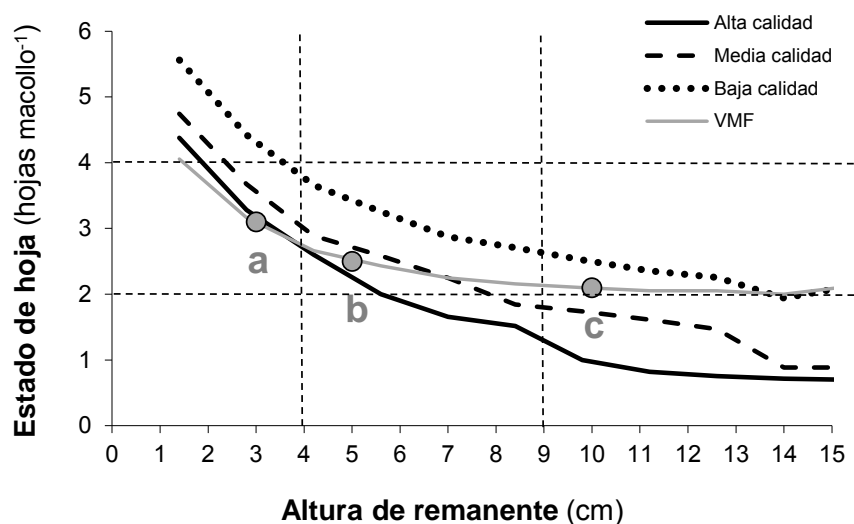


Figura 17. Combinaciones de alturas de remanente (cm) e intervalos de defoliación (hojas por macollo) requeridas para alcanzar valores de digestibilidad de la fibra de detergente neutro (DFDN) de pasturas alto (50% DFDN, línea continua), media (45% DFDN, línea cortada) y baja (35% DFDN, línea punteada). La línea gris indica el inicio de la senescencia (VMF). Letras (a), (b) y (c) se corresponden con las Figuras 15 y 16.

5.3.2. Predicción en pastoreo rotativo

La integración del modelo MDP con un modelo de crecimiento, SALUS, fue utilizada como herramienta de toma de decisiones para el manejo del pastoreo en base a las condiciones de crecimiento y la cobertura de pasto monitoreado semanalmente en 16 potreros de dos pasturas bajo el sistema rotativo del tambo de USA. Para ello se utilizaron los datos del Exp.4, cuyos resultados fueron publicados recientemente en Insua; Utsumi *et al.* (2018a).

Como ejemplo de las principales salidas del sistema de integración de modelos SALUS&MDP, se presentan las Figuras 18 y 19 correspondientes a una fecha elegida al azar. Para esta fecha ejemplo, la integración SALUS&MDP generó como salidas la Figura 18a que muestra en forma de gráfico de barras la biomasa monitoreada a la fecha para cada uno de los potreros ordenados descendientemente (*i.e. feed wedges*), junto con el valor estimado de la DMS (línea continua). En esta salida gráfica se observa que el manejo del pastoreo rotativo del tambo durante la fecha seleccionada se ajustó eficazmente a las reglas de decisiones orientadas a mantener una entrada de biomasa pre-pastoreo de 2700 y una salida de post.-pastoreo de 1300 kg MS/ha. Este ajustado manejo del pastoreo permitió obtener una calidad nutritiva de pasturas estimadas mayores al 65% de DMS; las cuales fueron levemente superiores para raigrás perenne que para festuca alta (Figura 18a). Además de la información para el estado actual a la fecha, la integración SALUS&MDP pronosticó los kg MS/ha y la DMS del pasto que estarían disponible cuando los animales ingresaran en el próximo pastoreo de cada potrero, según la longitud de rotación (*i.e.*, días de rebrote) predefinida por el usuario (*input*), las condiciones de crecimiento (suelo y clima) y la biomasa remanente post-pastoreo. Este pronóstico se puede observar gráficamente en la Figura 18b junto con la estimación de biomasa remanente (barras sombreadas) dejada por los animales a la salida de cada potrero (post-pastoreo). La salidas de la Figura 18b indican que, en coincidencia con lo mostrado en la Figura 18a, las condiciones pronosticadas para los siguientes pre y post-pastoreo de cada potrero (2625 y 1321 kg MS/ha, respectivamente) cumplirían en gran medida los objetivos predefinidos (2700 y 1300 kg MS/ha, respectivamente). Adicionalmente al pronóstico de biomasa acumulada, la Figura 18b predijo que ese manejo permitiría obtener esas biomazas de pre-pastoreo con alta DMS, con valores mayores a 60% DMS en festuca alta y mayores a 75% DMS en raigrás perenne. Vale mencionar que las salidas de la Figura 18b muestran además que en los últimos cuatro potreros se esperaría una menor biomasa en el próximo pre-pastoreo (~2300 kg MS/ha).

Alternativamente a los pronósticos para el manejo del pastoreo manteniendo un largo de rotación fijo (barras de la Figura 18b), en la Figura 18c la integración SALUS&MDP muestra los días requeridos (línea continua) para alcanzar, según la biomasa dejada por los animales en el último pastoreo, el objetivo de 2700 kg MS/ha de pre-pastoreo predefinido por el usuario (*input*). En línea con las menores biomásas pronosticadas en la Figura 18b para los últimos cuatro potreros, la Figura 18c indica que dichos potreros requerirían que se aumente el largo de rotación (~3 días más de descanso) para poder alcanzar los 2700 kg MS/ha predefinidos. Como información complementaria al manejo del pastoreo por fecha o biomasa, las Figuras 18c y 19 muestran el estado de las pasturas en términos de número de hojas (*i.e. leaf stage*) estimado (gráfico de barras) y recomendado (esquemas) para el próximo pastoreo de cada potrero en rotación, respectivamente. Ambas figuras muestran una mayor velocidad para acumular hojas de las pasturas de raigrás perenne en comparación con las de festuca alta (1,3 vs. 4,0).

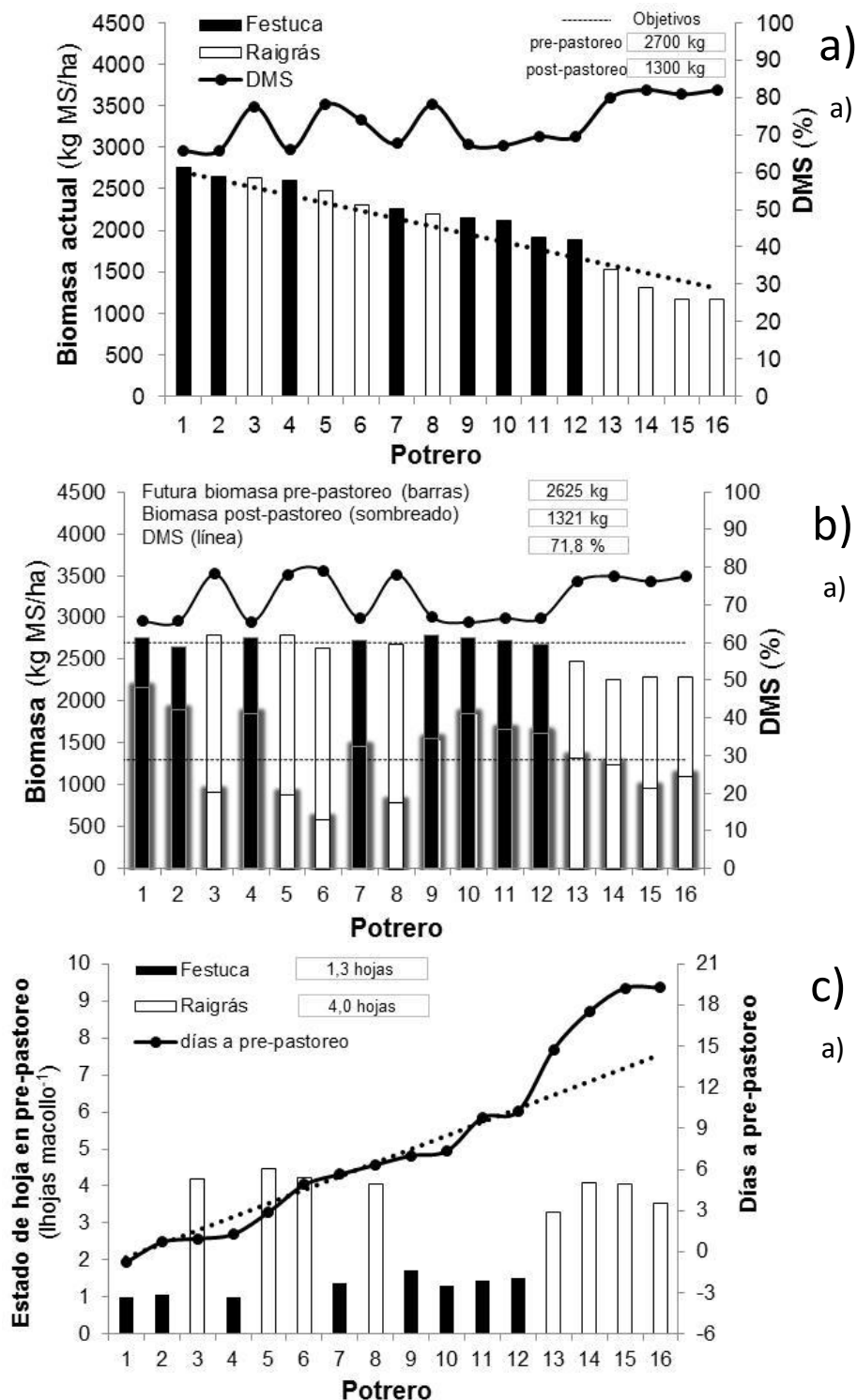


Figura 18. Principales salidas del sistema de modelos integrados para una fecha ejemplo. (a) La biomasa actual (kg MS/ha) y la digestibilidad de la MS (DMS, %) de cada potrero del tambo. (b) La biomasa post-pastoreo estimada (barras sombreadas) y la biomasa pre-pastoreo pronosticada para la próxima fecha de pastoreo y su digestibilidad (DMS, %) en el día de pastoreo correspondiente de cada potrero en rotación. (c) El estado de hoja (hojas por macollo) y el número de días de la pasturas pronosticado para alcanzar el objetivo pre-pastoreo (2700 kg MS/ha). La línea punteada indica días de descanso ideales en relación con la longitud de rotación.

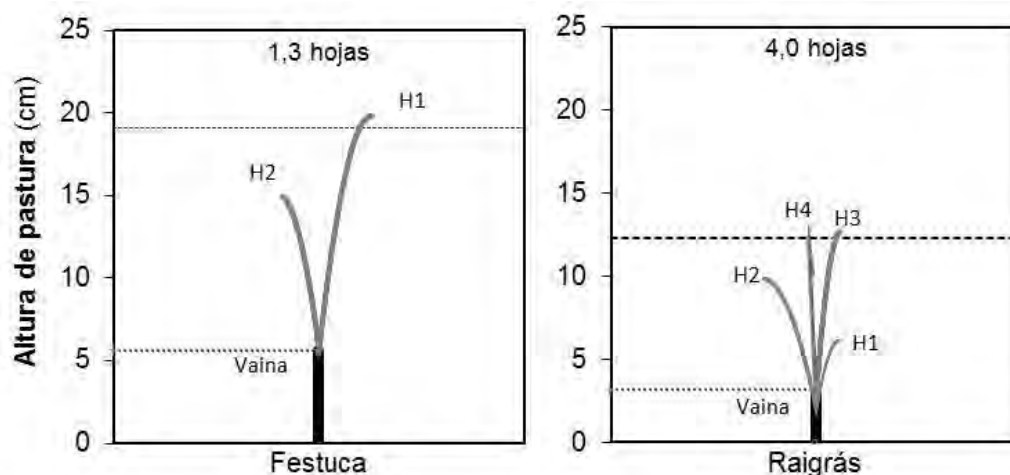


Figura 19. Representación esquemática de la morfología y estado de hoja de los macollos estimados para festuca alta y raigrás perenne. Las figuras corresponden al estado de hoja promedio de 1,3 y 4,0 hojas/macollo recomendados por el sistema de modelos integrados para alcanzar la biomasa de pre-pastoreo (2700 kg de MS/ha) correspondientes a la Figura 18b. La rotación de longitud recomendada fue de 7,9 días y la DMS de 70,6% (correspondiente a 18b).

La DFDN estimada por SALUS&MDP mostró una asociación moderada ($R^2=55\%$) con la biomasa acumulada de los rebrotes de ambas pasturas (cuadrados en Figura 20). Es importante resaltar que los valores estimados de DFDN para ambas pasturas del Exp.4 mostraron una asociación negativa ($p<0,05$) con la biomasa acumulada ($R^2 = 39\%$ para raigrás perenne y $R^2 = 69\%$ para festuca alta). Para el caso particular de festuca alta (cuadrados negros en la Figura 20), esa asociación resultó similar a la del modelo lineal DFDN-biomasa propuesto por Nave *et al.* (2013). La Figura 20 muestra que los ajustes de esa relación lineal simple tuvieron valores de intercepto mayores para raigrás perenne que para festuca alta. Sin embargo, es importante marcar aquí que el ajuste de datos para festuca alta del Exp.4 mostró un valor estimado de pendiente (-5,4 %DFDN/tn MS) similar al modelo lineal DFDN-biomasa (-5,2 %DFDN/tn MS) propuesto por Nave *et al.* (2013) y a los de los ajustes para los datos observados (-7,4 %DFDN/tn MS) y estimados (-6,0 %DFDN/tn MS) del Exp.3 previamente presentados en la Figura 14.

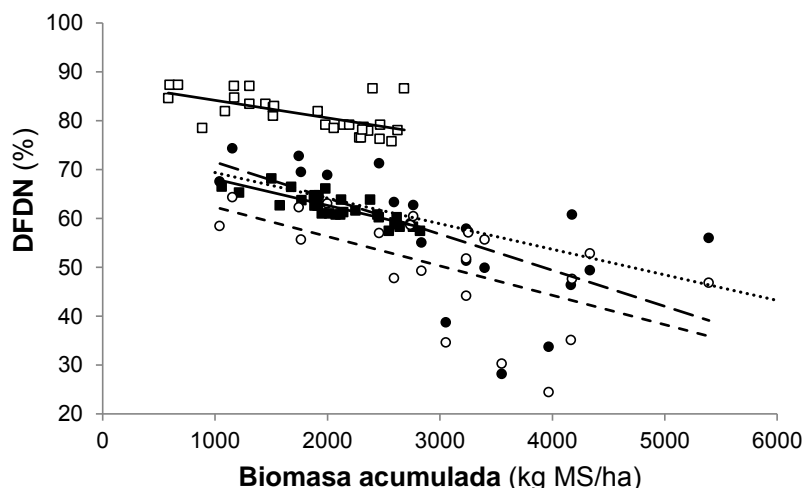


Figura 20. Valores de digestibilidad de la fibra de detergente neutro (DFDN) de hojas estimados por el sistema de modelos integrados (SALUS&MDP) en relación a la biomasa acumulada (kg MS/ha) de pasturas de raigrás perenne (□) y festuca alta (■) para cuatro fechas de 16 potreros bajo sistema de pastoreo rotativo. En línea punteada se muestra el modelo lineal simple ($DFDN = -0,0052x + 74,599$) propuesto por Nave *et al.* (2013) y con líneas continua el ajuste de los valores estimados y la biomasa acumulada de raigrás perenne ($DFDN = -0,0036x + 87,78$; $R^2 = 39$; $p < 0,05$; $n = 30$) y festuca alta ($DFDN = -0,0054x + 73,41$; $R^2 = 69$; $p < 0,05$; $n = 29$). Adicionalmente se agregaron datos de festuca alta observados (●) y estimados (○) para el Exp.3 presentados en la Figura 14 con su correspondiente ajuste en línea discontinua larga (observados: $DFDN = -0,0074x + 78,92$; $R^2 = 40$; $p < 0,05$; $n = 21$); y en línea discontinua corta (estimados: $DFDN = -0,0060x + 68,36$; $R^2 = 34$; $p < 0,05$; $n = 21$).

6. DISCUSIÓN

La modelación de un mecanismo o proceso es una simplificación de la realidad expresada en términos matemáticos. Por eso, un modelo de simulación puede ser considerado como una hipótesis operativa de lo que sabemos de un proceso, cuyo grado de simplificación dependerá de los objetivos de su construcción (Ahuja et al., 2002; Haefner, 1997). El objetivo principal del trabajo fue modelar de manera mecanicista la dinámica de la calidad nutritiva de las pasturas durante el rebrote vegetativo, incluyendo de forma detallada el efecto del manejo de la defoliación sobre la morfogénesis y la digestibilidad de las hojas (Agnusdei *et al.*, 2012; Chapman *et al.*, 2014; Insua *et al.*, 2017; Insua *et al.*, en prensa). Por lo tanto, la principal hipótesis de este trabajo es que es posible simular la calidad nutritiva de rebrotes de pasturas bajo defoliación en base a la morfogénesis foliar de las plantas (Figura 6). Este documento presenta los principales componentes y la lógica de funcionamiento del modelo MDP (Morfología y Digestibilidad de Pasturas), mostrando las evaluaciones satisfactorias a distintos niveles de estudio (hoja, macollo, maceta, parcela, potrero) y la viabilidad de su integración con otros modelos de crecimiento de plantas como herramienta de ayuda para la toma de decisiones. Así mismo se plantean futuros trabajos orientados a la mejora del modelo para poder extender su uso a diferentes condiciones de crecimiento no evaluadas aquí.

6.1. Enfoque del modelo

6.1.1. Dinámica de la calidad nutritiva

La mayoría de los MBC que representan la dinámica de la calidad nutritiva de pasturas estiman la digestibilidad de la biomasa aérea directamente ponderando la contribución que hacen los compartimientos de hojas verdes (Nave *et al.*, 2013), hojas senescentes (McCall y Bishop-Hurley, 2003) y tallos (Herrmann y Schachtel, 2001). Otros MBC describen la digestibilidad de las hojas individuales de acuerdo al momento en que aparecen (Groot; Neuteboom, 1997; Duru; Ducrocq, 2002). Nuestro modelo incorpora la interacción que existe entre el recambio foliar (*i.e.* TEF, IAH, VMF) y los efectos de la edad y el largo de cada hoja que aparece durante el rebrote, sobre la dinámica del contenido de fibra (FDN) y su digestibilidad (DFDN) en los tejidos (Figura 6). Por los objetivos del trabajo y la naturaleza del modelo, las simulaciones del MDP están orientadas a predecir las variables respuestas de pasturas vegetativas donde solo hojas se producen. Para poder extender las predicciones de la calidad nutritiva de

toda la biomasa aérea producida durante el desarrollo de la pasturas, incluyendo el estado reproductivo, se requerirán futuras adaptaciones del modelo tendientes a incorporar la dinámica de la calidad nutritiva de otros componentes como vainas, tallos e inflorescencias.

Los resultados de evaluación, demuestran que el modelo fue capaz de estimar las variaciones de DMS de las pasturas, a partir de la modelación mecanicista de sus dos componentes: la FDN y la DFDN (Tabla 7 y 8, Figura 10, 11 y 12). El modelo describió adecuadamente los mecanismos biológicos en función del recambio foliar y el tamaño de las hojas que se acumularon en cada rebrote (Tabla 5, Figura 9, 12a y 12b). Así, los comportamientos de la dinámica simulada para los dos componentes de la digestibilidad coincidieron con el actual conocimiento sobre i) la relativa estabilidad del contenido de FDN de las consecutivas hojas vivas, y consecuentemente ii) el rol principal que cumple la DFDN en la dinámica de la calidad de pasturas durante un rebrote vegetativo (MacAdam *et al.*, 1996; Agnusdei *et al.*, 2012; Di Marco *et al.*, 2013; Insua *et al.*, 2017). En particular, durante las simulaciones se predijo más del 85 % de las variaciones de DFDN de las hojas (Tabla 7 y 8 y Figura 10b), variable identificada como principal responsable de los cambios de calidad durante la VMF de pasturas con diferente estructura vegetativa (Insua *et al.*, en prensa).

La capacidad del modelo para predecir la DFDN de las pasturas en relación con los cambios en el envejecimiento y la longitud de las hojas que ocurren en respuesta al manejo de la defoliación (Figura 10b) es sin duda la característica más importante y original del modelo MDP. Mientras que muchos modelos de crecimiento biofísico ignoran la DFDN (e.g. APSIM, McCown *et al.*, 1996, McCall y Bishop-Hurley, 2003), otros incluyen este indicador de calidad nutritiva como un parámetro constante (e.g. DairyMod, Johnson *et al.*, 2008). Vale remarcar además, que la DFDN es un poderoso predictor del consumo y la producción animal (Oba y Allen, 1999, Mertens, 2009). Por ejemplo, con un adecuado manejo de la altura de remanente (Figura 10b y Figura 15a), se puede lograr un incremento de 10 puntos porcentuales de DFDN (Insua *et al.*, 2018), magnitud que puede representar para una vaca lechera un aumento de 2,5 kg/día de leche (Oba y Allen, 1999). Este importante aumento sería equivalente a ahorrar ~1 kg de MS/día de grano de maíz por vaca (SCA, 1990) o un rendimiento extra de leche de 750 kg/vaca/año (suponiendo una lactancia de 300 días). Cabe destacar que este argumento asume que la calidad total de la biomasa de lámina acumulada de la pastura es la consumida por el animal, cuando en realidad puede haber una diferencia entre lo ofrecido y lo consumido según la intensidad de pastoreo.

Con respecto a la estimación del contenido de FDN, aunque el modelo MDP temperatura-dependiente mostró una alta precisión para predecir su dinámica en el tiempo (Figura 10a y Tabla 7), esta variable de calidad nutritiva está fuertemente ligada a las variaciones en el contenido celular de los tejidos que ocurren en respuesta a las condiciones para el crecimiento de las plantas, como la radiación solar incidente y la disponibilidad de agua y nutrientes (Van Soest, 1994). Por este motivo, sería importante tener en cuenta futuras evaluaciones del modelo MDP bajo condiciones de crecimiento diferentes a la de los experimentos llevados a cabo en este trabajo. Bajo condiciones más críticas para el crecimiento de plantas, es posible que se requiera un ajuste en el parámetro FDN_0 para poder obtener una estimación más exacta del contenido de FDN, y por ende de la DMS. A pesar de estas posibles limitaciones, las leves subestimaciones de 5 puntos porcentuales de FDN observadas para ARG (Figura 10a) produjeron leves sobreestimaciones en la DMS, sin afectar la capacidad predictiva de su dinámica durante el rebrote (Figura 10c). Aunque este enfoque del modelo se desarrolló bajo condiciones no limitantes de agua, N y fósforo, se diseñó para permitir en futuros trabajos su integración con algunos de los modelos de crecimiento de pasturas disponibles que toman en cuenta las interacciones más complejas suelo-planta-clima y que permitirían extender su uso a condiciones naturales de agua y suelo.

La estimación de la calidad nutritiva de las pasturas es afectada por las relaciones y parámetros usados para simular la morfología de cada hoja. El análisis de sensibilidad de los parámetros ajustados para el MDP (Tabla 6) indica que en general la estimación de DMS de las pasturas mostró una baja sensibilidad ante cambios del 30% en los valores de los parámetros. Estos resultados de sensibilidad sugieren una alta robustez del modelo ante la incertidumbre (o el error de estimación) de los valores reales de algunos parámetros durante la etapa de parametrización. A pesar de ello los cambios en el orden del 10-20% de DMS debido a cambios en FDN_0 y $DFDN_0$ indican que se debe prestar una especial atención en el ajuste de estos dos parámetros en futuros trabajos orientados a evaluar el modelo en otras especies o condiciones limitantes para el crecimiento.

6.1.2. Efecto del genotipo

Al igual que ocurre para la mayoría de modelos, la capacidad para extender el uso de un modelo a especies distintas a la evaluada inicialmente va a depender de la disponibilidad que exista en la literatura de los valores de los parámetros que se requieren para iniciar las simulaciones, o del acceso a los datos para estimar dichos parámetros. Un aspecto positivo del modelo MDP es el número reducido de parámetros de calidad nutritiva que requiere para iniciar la simulaciones (siete en Tabla 4). En base a trabajos previos (Insua *et al.*, 2018; Chapman, 2016), es de esperar que dichos valores de entrada no sean muy diferentes entre especies. Este supuesto, que subyace del enfoque morfogénico del modelo MDP, considera que las diferencias de calidad nutritiva entre distintas especies, condiciones de crecimiento y manejo de defoliación se deben principalmente a la dinámica de la morfogénesis foliar (Duru y Ducrocq, 2002; Chapman *et al.*, 2014; Insua *et al.*, en prensa). Esta particularidad del modelo MDP posibilita la parametrización para diferentes especies en base al conocimiento del rango confiable reportados en la literatura que adoptan los valores morfogénicos para cada genotipo (*e.g.* Lemaire y Agnusdei, 2000). En este sentido, se puede especular una alta portabilidad del modelo MDP para otras especies, hecho que se evidencia en la buena performance que mostró el modelo para representar las pasturas de raigrás perenne de USA (Tabla 8 y Figura 12) a partir de un simple reajuste de 5 parámetros en función de la información disponible en literatura (Tabla 4).

Los parámetros ajustados para describir raigrás (Tabla 4) permitieron al modelo MDP simular efectivamente la mayor velocidad de recambio foliar y digestibilidad de las hojas (Tabla 8 y Figura 12) que se conoce ampliamente para dicha especie en comparación a festuca alta (Lemaire y Chapman 1996). Los 5-10 puntos porcentuales de diferencia en digestibilidad simulados a favor de raigrás coinciden con los promedios reportados en experimentos comparativos con cultivares de festuca alta (Milne, 1997). Más allá de la habilidad del modelo para representar festuca y raigrás perenne observada en este trabajo, es probable que las mismas implicancias morfogénicas sobre el valor nutritivo del forraje puedan aplicarse a otras especies de gramíneas templadas y tropicales, pero la prueba de esta hipótesis requiere futuras investigaciones minuciosamente controladas.

6.1.3. Efecto del manejo de la defoliación

En línea con varios experimentos de pastoreo (*e.g.* Michell y Fulkerson, 1987; Reyes *et al.*, 2000; Lee *et al.*, 2007; Chapman *et al.*, 2012), tanto los resultados

observados como los modelados en este trabajo evidenciaron que la utilización de rebrotes de pasturas provenientes de un manejo más ajustado del remanente promueve una estructura de canopeo con mayor cantidad de hojas (Figura 9a) que son más jóvenes, más cortas (Figura 9b) y, en consecuencia, más digestibles (Figura 10c) que en el caso de las pasturas manejadas de manera más laxas. Considerando que son muy pocos los estudios que explican a nivel de hoja estas diferencias en calidad nutritiva (Wilson, 1976a, Duru y Ducrocq, 2002), es importante resaltar que la capacidad del modelo MDP para representar los cambios en el contenido de fibra y digestibilidad de las pasturas por efecto de la altura del remanente (Tabla 7 y 8, Figura 10, 11 y 12) es única entre los modelos existentes. Futuros trabajos deberían estar orientados a contemplar estos argumentos basados en la morfología y estructura de las plantas en conjunto con la evaluación de su impacto en el consumo y respuesta animal.

Para entender cómo el manejo de la defoliación afectó la calidad de las pasturas, primero se debe explicar los cambios morfológicos que sucedieron durante los rebrotes. Al igual que lo observado por Avila *et al.* (2012) en grama Rhodes (*Chloris gayana*) y Di Marco *et al.* (2013) en agropiro (*Thinopyrum ponticum*), la reducción de la altura de remanente generó una estructura de pastura con vainas de menor tamaño que ocasionó una mayor velocidad de aparición de hojas ($< IAH$, Tabla 5). El modelo predijo exitosamente este cambio morfogénico con la altura de remanente, que no solo condujo a que se acumulara un mayor número de hojas más cortas (Figura 9a, 9b), sino que también significó un cambio en la edad y la contribución de tejido con que cada hoja (H1, H2, H3) aportó al total de biomasa acumulada. Esto se puede apreciar en las Figuras 16 y 17 donde las salidas del modelo muestran que para un mismo tiempo del rebrote la cantidad de hojas acumuladas y la contribución de cada una de ellas a la biomasa total sería diferente según la altura de remanente utilizada. Salvo algunas evidencias reportadas por Chapman *et al.* (2013) en raigrás perenne, no se registran antecedentes en la literatura en cuanto a este último aspecto morfogénico. En este trabajo, tanto el modelo como lo observado experimentalmente a campo permiten estimar cuantitativamente el efecto secundario que genera el remanente sobre la contribución (Chapman *et al.*, 2013) y edad del pool de hojas acumuladas durante el rebrote. Este hecho no solo afecta la calidad de las hojas sino también el momento del rebrote (días o grados días) en el cual se alcanzan los sucesivos estados de hojas, aspecto sumamente importante en el manejo del pastoreo

basado en el monitoreo de la acumulación de hojas por macollo (*leaf stage*, Fulkerson y Donaghy, 2001).

6.2. Diferencias con otros modelos

No es objetivo aquí identificar cuándo y dónde fallan los modelos existentes para predecir la calidad nutritiva de las pasturas. Más bien, el interés de esta sección se centra en vislumbrar cuanto de las variaciones en calidad nutritiva de las pasturas que generalmente se asocian al tiempo de rebrote o a la acumulación de biomasa, son explicadas en realidad por el efecto de la edad y largo de las hojas que lo componen. Esto tiene un valor muy importante no sólo como aporte a la modelación sino también desde el punto de vista del manejo de la defoliación ya que los resultados de los Exp.2 y Exp.3 (Figura 12b) indican que hay una porción de la caída de calidad por efecto del largo y la edad foliar que puede ser disminuida en cierta medida con el manejo de la altura del remanente y/o el intervalo de la defoliación.

La DMS simulada por el DairyMod no pudo estimar las diferencias observadas entre los dos tratamientos de remanente (Figura 11). Así, los pobres valores de exactitud y precisión del DairyMod (Tabla 7) se debieron a que éste describió una dinámica de la DMS similar y relativamente constante durante los rebrotes de ambos tratamientos de remanente (entre 57 y 65 % de DMS); mientras que los datos de DMS observados a campo, y los estimados por el modelo MDP, evidenciaron una clara caída de la digestibilidad con el avance del rebrote y con el aumento de la altura de remanente (Figura 10). Como se desprende implícitamente de las hipótesis del trabajo, no fue sorpresiva la pobre capacidad que mostró el DairyMod para simular las variaciones en calidad nutritiva por efecto de la altura de remanente observadas en el Exp.2 (Figura 11). Esto se explica debido a que los mecanismos que subyacen en la mejora de la digestibilidad de la fibra por cambios morfológicos con la altura de remanente (Duru 2002; Di Marco *et al.*, 2013; Avila *et al.*, 2012; Insua *et al.*, en prensa) no están contemplados por la lógica del modelo DairyMod que considera una DFDN constante e independiente de la morfogénesis foliar (Johnson, 2013). Por el contrario, el modelo MDP contempla el efecto de estos mecanismos morfogenéticos sobre la DFDN, lo cual permitió una alta precisión para estimar la calidad nutritiva de pasturas bajo diferente altura de remanente en dos sitios geográficos distintos (Tabla 7 y 8). Estos análisis comparativos de modelos sugieren que, debido a la inclusión de la lógica morfogenética en relación al manejo de la defoliación, el modelo MDP abarcaría un rango de situaciones de manejo más amplio, extendiendo la capacidad predictiva

para manejos que vayan desde los más intensivos hasta los más laxos (*i.e.* rotaciones largas y remanentes altos).

Similar a lo que se esperó con DairyMod, el modelo lineal simple de Nave *et al.* (2013) que asocia directamente la biomasa acumulada con la DFDN, tampoco mostró capacidad para captar las diferencias de calidad generadas experimentalmente por efecto del remanente (Tabla 9). Aunque algunos indicadores calculados para el modelo biomasa-DFDN señalan una aceptable exactitud de predicción promedio (bajo desvío promedio y CME), la precisión que mostró para discriminar las diferencias de DFDN debidas a los tratamientos de altura de remanente del Exp.3 fue pobre ($R^2=40\%$, Figura 13 y Tabla 9). Los resultados observados experimentalmente y los estimados por el modelo MDP indican claramente que la calidad de las pasturas de festuca, como fuera sugerido previamente por Scheneiter *et al.* (2015), no siempre se relaciona a la biomasa (Figura 14a). En este trabajo se muestra que estas diferencias se deben en gran parte al efecto de la edad y largo de las hojas que la componen.

A diferencia del modelo MDP, el modelo lineal biomasa-DFDN perdió precisión en situaciones de más de 2500 kg MS/ha (Figura 13 y 14). Esto se explicó por dos cuestiones principales. La primera consiste en que la relación directa entre la DFDN y la biomasa Nave *et al.* (2013), está principalmente asociada al envejecimiento y senescencia de los tejidos que ocurre con el avance del rebrote y la concomitante acumulación de biomasa. Esto implica que la capacidad predictiva de un modelo empírico biomasa-calidad para diferentes sitios y condiciones de crecimiento va a depender en gran medida de la estabilidad que presente la relación tiempo de rebrote (*i.e.* edad de tejidos) y biomasa acumulada. Como la tasa de crecimiento de las pasturas relaciona ambas variables (biomasa/tiempo), es lógico pensar que el rango confiable para utilizar una única relación biomasa-DFDN solo se limitaría a situaciones con condiciones de crecimiento similares (*e.g.* humedad, nutrición del suelo). Dicho en otras palabras, y en línea con lo que claramente mencionan Nave *et al.* (2013) en sus conclusiones, es posible que un modelo lineal simple biomasa-DFDN requiera calibraciones para diferentes condiciones de crecimiento. Para ejemplificar y apoyar este argumento se puede comparar lo sucedido en la primavera y el verano del Exp.3. Como en el verano la tasa de crecimiento fue menor que en primavera (*i.e.* mayor tiempo térmico de rebrote para igual biomasa), esto significó que la edad del tejido foliar a una misma biomasa acumulada fuera mayor en el verano. Estas diferencias en el crecimiento produjeron las variaciones en DFDN por efecto de edad foliar que escapan a la relación directa del modelo biomasa-DFDN (diferencias entre línea y

datos observados en Figura 14a). El modelo MDP, incluye explícitamente el efecto de la edad foliar dentro de su algoritmo (Figura 6), hecho que permitió mayor precisión en las estimaciones, claramente reflejado en la consistencia de los desvíos entre observados y estimados a lo largo del todo el rango de biomasa evaluado en el Exp.3 (Figura 13 y 14a). Vale recordar lo discutido en la sección anterior, que las diferencias entre observados y estimados por el modelo MDP resultaron principalmente por un problema de exactitud debido a una sistemática subestimación, más que una falta de precisión para captar las diferencias entre tratamientos.

La otra cuestión que no contempla un modelo simple de biomasa-calidad, es el efecto sobre la DFDN que generan las diferencias en el largo de las hojas en función del manejo de la altura de remanente (Duru 2002; Di Marco *et al.*, 2013; Agnusdei *et al.*, 2012; Insua *et al.*, en prensa). Lógicamente, el modelo biomasa-DFDN solo puede captar diferencias de calidad por efecto del remanente en aquellas situaciones en las que la acumulación de biomasa se asocie a la altura del remanente. Sin embargo, debido a que la altura del remanente no afecta la acumulación de biomasa cuando los rebrotes de pasturas bien manejadas se inician con suficiente área foliar (Chapman 2013, Insua 2018), es de esperar que un modelo calidad-biomasa pierda capacidad de predicción para diferenciar pasturas densas, cortas y foliosas que presenten similar biomasa que aquellas provenientes de pastoreos inconsistentes (alta variación entre post-pastoreos) con diferente estructura de plantas (vainas, número y largo de hoja). Como evidencia de esto último, en el Exp.3 el modelo biomasa-DFDN predijo mejor, empíricamente, las diferencias entre tratamientos de remanente en primavera que en verano ya que en el primer caso hubo una asociación entre biomasa acumulada y altura del remanente debido a un efecto del tratamiento, mientras que en el segundo no (Insua; Utsumi *et al.*, 2018b). De esta forma, los resultados obtenidos sugieren que es de esperar que un modelo biomasa-calidad pierda capacidad predictiva en estados avanzados del rebrote (o pastoreos laxos) donde las diferencias en biomasa acumuladas entre tratamientos de remanente tienden a desaparecer (Parsons 1988; Chapman 2016). Esto no ocurrió con nuestro modelo, que al incluir los efectos principales de edad y largo foliar sobre la DFDN, permite predicciones en un amplio rango de situaciones de manejo que pueden resultar en rebrotes de pasturas con similar biomasa acumulada pero distintas digestibilidades; o viceversa (Figura 20).

En el mismo sentido, el modelo lineal DFDN-biomasa propuesto por Nave *et al.*, (2013) reporta un error de predicción aceptable de ± 5 puntos porcentuales de DFDN. El presente trabajo indica que esa variación de 10 puntos porcentuales de DFDN, que

puede ocurrir entre pasturas con igual biomasa acumulada, con seguridad va a estar explicada por una diferencia en el largo y edad de las hojas que se acumularon durante el rebrote (Insua *et al.*, en prensa). Otro resultado importante que surge de este trabajo, es que gran parte de esas diferencias en calidad nutritiva pueden ser controladas con el manejo de la defoliación a favor de una mejora en la digestibilidad. Vale remarcar que según la ecuación del modelo DFDN-biomasa, los 10 puntos de DFDN equivaldrían a una diferencia de ~2000 kg MS/ha acumulada, valor que puede ser superior a los rangos (diferencias entre post y pre- pastoreos) comúnmente utilizados en los sistemas de pastoreos rotativos intensivos con alta eficiencia de utilización de las pasturas (e.g. tambo de USA en el Exp.4).

6.3. Uso del modelo

El efecto de la altura de remanente sobre el rebrote de la pastura y su calidad nutritiva ha sido muy controvertido en la literatura (Lee *et al.*, 2007; Chapman, 2016). Las razones de algunas inconsistencias en los resultados reportados por diferentes estudios de evaluación de tratamientos con alturas de remanentes se han atribuido principalmente a los efectos confundidos asociados al contenido del tallo y material muerto en la biomasa remanente (e.g. Mayne *et al.*, 1987; Michell y Fulkerson, 1987; Ganche *et al.*, 2015), el área foliar inicial (Parsons *et al.*, 1988) o la interacción con el intervalo de defoliación (Chapman, 2016). La metodología utilizada con el modelo de este trabajo permitió evitar efectos confundidos para aislar y analizar más precisamente la interacción que existe entre la altura del remanente y el intervalo de defoliación a lo largo de un amplio rango de combinaciones (Figuras 15-17).

El novedoso enfoque utilizado por el modelo puede ayudar a los productores y asesores a identificar el intervalo de defoliación más adecuado para cubrir los requerimientos nutricionales de una categoría particular del rodeo en función de una altura de remanente predefinida (Figuras 15). Así, esta información podría ayudar a cuantificar el compromiso que existe entre los efectos beneficiosos de realizar un pastoreo más frecuente sobre la calidad nutritiva del forraje, frente a la reducción inevitable en la acumulación de la biomasa que se produce por cosechar antes. Por ejemplo, el modelo MDP estima que con un manejo del remanente a 5 cm de altura en primavera temprana, la anticipación de la defoliación de tres a dos hojas por macollo (es decir, 308 GDD antes) permitiría aumentos en 11 puntos porcentuales de DFDN (Figura 15) y 8 puntos porcentuales de DMS (de 54% a 62%); pero esto a un costo de acumular un 44% menos de biomasa por cosechar una hoja antes (basado en el

aporte que deja de hacer la hoja 3 al total de biomasa, Chapman *et al.*, 2013). Estas salidas del modelo pueden ser usadas como una herramienta de toma de decisiones para decidir si la mejora de 2-3 kg de aumento en leche/vaca/día esperada (Oba y Allen, 1999) a partir de ofrecer hojas más jóvenes y digestibles (+11 puntos) por reducción del intervalo, recompensa la necesidad de aumentar un 44% del área de pastoreo para mantener la asignación de pasto para los animales con dos hojas (en vez de tres). Esta decisión podría tener sentido a mediados de primavera, cuando las tasas de crecimiento de las pasturas superan el consumo del rodeo y se requiere acelerar (*i.e.* acortar) la rotación de pastoreo, pero puede que no sea así en otoño con una situación inversa. Es importante destacar aquí, no obstante, que aunque la discusión anterior asumió que la productividad de las pasturas se ve afectada pobremente por la altura residual del pastoreo con suficiente área foliar para el crecimiento (Chapman, 2016). Este supuesto no contemplaría aquellas situaciones extremas en donde la altura de remanente disminuye el área foliar necesario para un crecimiento rápido al inicio del rebrote. Sin embargo, esta limitación del modelo puede resolverse vinculando el modelo MDP con un modelo para el crecimiento de pasturas. En esta línea, nuestro modelo fue diseñado para poder formar un sub-modelo de un modelo integrado de crecimiento de pasturas. Para eso, se requiere el dato de biomasa diaria de forraje como dato de entrada de un sub-modelo de producción de forraje.

Otra característica interesante del modelo MDP como herramienta para la toma de decisiones es la posibilidad de integrarse con otros MBC existentes para predecir a nivel de potrero, la cantidad y calidad nutritiva de la biomasa acumulada en un determinado momento, y la que habrá en el próximo pastoreo (pre-pastoreo) en relación a las condiciones de agua, nutrientes y biomasa remanente (Figura 18). Un enfoque proactivo para el manejo del pastoreo no solo debe considerar la biomasa actual de forraje para decisiones "a tiempo", sino también debe considerar la tendencia del crecimiento de ese forraje a corto y mediano plazo para evitar pastoreos excesivos o insuficientes en los siguientes potreros de la rotación (*e.g.* pastoreos demasiado pronto o demasiado tarde). La dinámica de crecimiento del pasto debe ser considerada en relación con las condiciones meteorológicas y del suelo. En este sentido, el modelo MDP se integró exitosamente con un modelo de planta-clima-suelo (SALUS) para estimar la tasa de crecimiento del pasto de cada potrero individual, lo que permitió una predicción más precisa de las biomásas pre-pastoreo y sus digestibilidades. Un enfoque similar a este, que combinó mediciones de campo con

información obtenida por un modelo de simulación, ha sido utilizado satisfactoriamente por Romera *et al.* (2010) para reducir hasta 1 vez por mes (*i.e.* aumentar a 28 días el intervalo entre recorridas o monitoreos de la biomasa del campo) la necesidad de monitoreo de la biomasa acumulada de los potreros en pastoreo rotativo. La integración SALUS&MDP permitió estimar la biomasa acumulada hasta ~ 10 días de rebrote (intervalo entre dos monitoreos consecutivos del campo). Estas simulaciones a corto plazo permiten tener una estimación más precisa de la biomasa acumulada y su digestibilidad esperada en cada potrero bajo una rotación fija (Figura 18b) o alternativamente, predecir el número de días necesarios para alcanzar la biomasa acumulada objetivo de pre-pastoreo (línea en la Figura 18c). Complementariamente, la información de salida de la integración SALUS&MDP que muestran el estado de hoja de cada potrero en la Figura 18c y 19 brindan información adicional en términos de número de hojas, para controlar la frecuencia de defoliación para cada potrero individual (Fulkerson y Donaghy, 2001).

Además de la cantidad de pasto asignada (kg MS/animal/día), la calidad nutritiva del mismo es la variable de las plantas que más afecta la producción animal (Chapman *et al.*, 2014). Para los productores, la estimación de la calidad nutritiva de las pasturas se basa en su digestibilidad que define la densidad energética del forraje. La evaluación satisfactoria del modelo para predecir la digestibilidad para las pasturas de festuca alta y raigrás perenne bajo diferentes tratamientos remanente (Tabla 4 y Figura 6) respalda la capacidad de esta novedosa herramienta de toma de decisiones para proporcionar información útil sobre la calidad nutritiva del forraje en relación con el manejo del pastoreo en cada potrero (Figura 18b). Esta es una de las características más destacables de esta herramienta ya que la calidad nutritiva afecta el consumo voluntario (Chapman *et al.*, 2014) y por lo tanto es, por lejos, la causa principal de la caída en producción animal cuando las vacas regresan a pastorear demasiado tarde en relación con el inicio de la senescencia de las hojas (Insua *et al.*, 2017) y/o en potreros con alta acumulación (> 3500 kg de MS/ha) de biomasa (Chapman, 2016; García *et al.*, 2014).

Con respecto a la utilidad de esta herramienta, los datos de salida del ejemplo mostrados en las Figuras 18 y 19 se usarán aquí para resaltar el potencial que tiene este tipo de información para la ayuda en la toma de decisiones en el manejo del pastoreo (*e.g.* ajuste de la asignación de pasto, velocidad de rotación del pastoreo, suplemento de alimento). En la Figura 18a, por ejemplo, las salidas evidencian el eficiente manejo del pastoreo del tambo que se llevó a cabo durante un determinado

momento. Las líneas en la Figura 18a indican que el manejo del pastoreo en el tambo de USA en ese momento proporcionaría a las vacas una disponibilidad de biomasa acumulada consistente (2700 kg MS/ha) y de alta DMS para los siguientes pastoreos de cada potrero de la rotación representado en la Figura 18b. En este estudio, los valores de DMS estimados para los potreros de festuca alta y raigrás perenne durante todo el Exp.4 estuvieron dentro del rango de 65-82%, debido probablemente a la rápida rotación implementada en el tambo (< 14 días). La alta velocidad de rotación resultó en un intervalo entre pastoreos más corto (< 325 °Cd) que la vida media foliar de festuca alta y raigrás perenne (Lemaire *et al.*, 2009) evitando así el aumento de la FDN y la disminución abrupta de la DFDN de los tejidos con la senescencia foliar (Insua *et al.*, 2017). Más evidencia de esta rápida rotación también se puede observar en términos de número de hojas vivas por macollos (*i.e. leaf stage*, Fulkerson y Donaghy, 2001; Donaghy *et al.*, 2008) mostrado para cada potrero (Figuras 10 y 18c).

Un aspecto importante de la integración SALUS&MDP es que debido al eficiente manejo del pastoreo del tambo de USA, las diferencias de DMS entre las dos especies de pasturas (~65 vs 75 %DMS) resultaron más importantes que las diferencias debidas a las leves variaciones de biomasa de pre-pastoreo. No obstante, es de esperar que bajo un manejo no tan ajustado y preciso como el observado en este tambo (rotaciones más largas y remanentes post-pastoreos inconsistentes) exista una mayor variación en la cantidad y la calidad nutritiva de pasturas en rotación. Por ejemplo, en la Figura 18b se muestra que los últimos tres potreros de la rotación estarían en el siguiente pre-pastoreo ("situación futura") levemente por debajo del objetivo predefinido de 2700 kg de MS/ha. Como consecuencia, la Figura 18c sugiere que la rotación de pastoreo debe alargarse ~3 días, de lo contrario la disminución esperada de ~400 kg de MS/ha de pasto pre-pastoreo con ~75% de DMS (Figura 9b) se debería suplementar para mantener el consumo de las vacas. El valor de digestibilidad de la pastura pronosticado por la integración SALUS&MDP puede ser utilizado para definir de forma más precisa la tasa de sustitución/adición del suplemento necesaria para calcular la cantidad de suplemento necesario para cubrir los déficits de pasto.

6.4. Implicancias en el manejo del pastoreo

Mientras que el área foliar remanente después de una defoliación es una de las variables más importante para los procesos fisiológicos involucrados en el rebrote de las pasturas (Parsons *et al.*, 1988; Chapman, 2016), este estudio evidencia que la

altura de las plantas de esa biomasa remanente afecta principalmente la morfogénesis foliar y la calidad nutritiva del rebrote por cambios en la longitud del tubo de vainas (Figura 6). En este sentido, el enfoque del modelo presentado en este trabajo apoya el trabajo de Agnusdei *et al.* (2012) que propone a la longitud del tubo de vainas como un indicador de planta eficiente para manejar la calidad nutritiva de las pasturas en el campo. Sin embargo, es importante señalar que este indicador morfológico va a ser eficiente en la medida de que se utilice para el manejo de pasturas que rebrotan a partir de un remanente folioso. Más precisamente, este trabajo propone que el manejo consistente del pastoreo que genera una estructura residual corta (4-5 cm) pero con alta proporción de hoja (> 30%), permite un rápido rebrote de pasturas con láminas foliares más cortas y más digestibles sin afectar significativamente la acumulación de biomasa. Esto rompería el supuesto compromiso que existe entre la producción y la calidad nutritiva de las pasturas, lo que resultaría en una mayor producción animal y rentabilidad de los sistemas de base pastoril. La Figura 17 indica que para las pasturas de festuca alta bajo este objetivo recomendado de 4-5 cm de remanente se puede lograr un valor nutritivo medio-alto a través del pastoreo en el estado de 2,5 hojas. Así mismo, las salidas del modelo claramente indican que cualquier cambio (intencional o no) en el estado post-pastoreo puede ser corregido a través del ajuste fino del intervalo de defoliación para mantener la calidad nutritiva de las pasturas.

Los criterios para determinar cuándo defoliar una pastura a menudo se basan en el número de días, la altura del canopeo, la biomasa acumulada o el número de hojas (estado de hoja). Todos estos métodos para determinar el momento óptimo para pastorear un rebrote consideran (de forma bastante imprecisa) la intuitiva disminución de calidad nutritiva a lo largo del tiempo o la biomasa acumulada, ya discutida en las secciones previas. El presente estudio enfatiza el valor de complementar la información de las recorridas de campo con la edad y la longitud de las hojas para estimar mejor la evolución de la calidad nutritiva durante el rebrote vegetativo de las pasturas. Estos dos criterios (la edad y largo foliar) se pueden relacionar fácilmente con la longitud del tubo de vainas, lo que la convierte en un potencial indicador a campo para ajustar con precisión el intervalo de defoliación en función de cualquier criterio de manejo (tiempo, biomasa o número de hojas). Más precisamente, la propuesta que emerge del enfoque morfogénico del modelo es que siempre que el tubo de vainas sea (de forma planificada o no) mayor, los objetivos de defoliación predefinidos deben reducirse para compensar las pérdidas de digestibilidad de fibra por cambios en la morfogénesis de las hojas. Dada la importancia de la longitud de la

hoja en la variación del valor nutritivo del forraje demostrada mediante los datos modelados y observados en este trabajo (Tabla 8), el desafío clave para los productores ganaderos es generar estructuras de pasturas de pre-pastoreo foliosas, densas y bajas con tubos de vaina de no más de ~ 10 cm. Aunque este estudio se ha centrado en festuca alta, se proporciona claras evidencias de que los mismos principios morfogénéticos podrían aplicarse a otras especies de gramíneas templadas y tropicales.

7. CONCLUSIÓN

El modelo MDP de base morfogenética predijo más del 85 % de las variaciones de digestibilidad debidas al manejo de la defoliación. Los valores de los estadísticos utilizados en la evaluación confirman que el modelo mostró una alta exactitud y precisión (%E < 15%; R^2 > 84%; CCC > 0,89) para captar las variaciones observadas a campo debidas a los efectos de los tratamientos de alturas de remanente generados en experimentos planificados para tales fines. Esto sugiere que los factores y mecanismos que explican los cambios de calidad con el manejo de la defoliación entre rebrotes de pasturas vegetativas están considerados por el modelo MDP y pudieron ser exitosamente representados. Así, el presente trabajo abre nuevas oportunidades para explorar, individualmente o en interacción con otros modelos de crecimiento de plantas, sus comportamientos bajo diferentes situaciones de crecimiento y manejo. Los resultados de este trabajo muestran el potencial de uso que ofrece la adecuada modelación de la calidad nutritiva y la morfogénesis para la ayuda en la toma de decisiones en el manejo y control de la defoliación de las pasturas.

8. BIBLIOGRAFÍA

- AGNUSDEI, M.G.; DI MARCO, O.N. 2015. Más producción de carne, menos riesgo y más flexibilidad con pasturas perennes en suelos bajos. Colombo & Magliano: Buenos Aires; Argentina. 54 p.
- AGNUSDEI, M.G.; NENNING, F.R.; DI MARCO, O.N.; AELLO, M.S. 2009. Variaciones de calidad nutritiva durante el crecimiento vegetativo de gramíneas megatérmicas de diferente porte y longitud foliar (*Chloris gayana* y *Digitaria decumbens*). Rev. Arg. Prod. Anim. 29:13-25.
- AGNUSDEI, M.G.; ASSUERO, S.G.; FERNANDEZ GRECCO, R.C.; CORDERO J.J.; BURGHI, V.H. 2007. Influence of sward condition on leaf tissue turnover in tall fescue and tall wheatgrass swards under continuous grazing. Grass Forage Sci. 62:55–65.
- AKIN, D.E. 1989. Histological and physical factors affecting digestibility at forages. Agron. J. 1:17–25.
- ARREDONDO, J.T.; SCHNYDER, H. 2003. Components of leaf elongation rate and their relationship to specific leaf area in contrasting grasses. New Phytol. 158:305–314.
- ARNAUDE M.; DI MARCO O.N.; AGNUSDEI M.G. 2012. Agropiro, una cuestión de manejo. Visión Rural. 93:5–7.
- ASAY, K. H.; JENSEN, K. B.; WALDRON, B. L.; GUODONG, H.; JONHSON, D. A.; MONACO, T. A. 2002. Forage quality of tall fescue across an irrigation gradient. Agron. J. 94:1337–1343.
- AVILA, R.E. 2009. Contenido y digestibilidad *in vitro* de la fibra de láminas de *Chloris Gayana* Kunth en relación a la edad y tamaño foliar. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Argentina. 78 p.
- AVILA R.E.; DI MARCO, O.N.; AGNUSDEI, M.G. 2012. Calidad nutritiva de láminas de *Chloris gayana* en estado vegetativo. Efecto de la reducción del tamaño foliar y envejecimiento. Archivos Latinoamericanos Producción Animal, 20:17-27
- AVILA, R.E.; DI MARCO, O.N.; AGNUSDEI, M.G.; MAYORAL, C. 2010. Digestibilidad de la fibra y materia seca de dos gramíneas megatérmicas (*Chloris gayana* y *Cenchrus ciliaris*) de diferente porte. Relación con la edad y largo foliar. Rev. Arg. Prod. Anim. 30:1-13.
- BARRETT, P.D.; LAIDLAW, A.S.; MAYNE, C.S. 2005. GrazeGro: a European herbage growth model to predict pasture production in perennial ryegrass swards for decision support. Eur J. Agron. 23:37-56.

- BASSO, B.; CAMMARANO, D.; TROCCOLI, A.; CHEN, D.; RITCHIE, J.T. 2010. Long-term wheat response to nitrogen in a rainfed Mediterranean environment: Field data and simulation analysis. *Eur. J. Agron.* 33:132-138.
- BELL, L.; MCIVOR, J.; HARGREAVES, J.; WHITBREAD, A. 2011. CSIRO Sustainable Ecosystems. APPENDIX 1. The MLA Feed Demand Calculator for the Border Rivers and Maranoa-Balonne regions- a report on the compilation of standard data to be included. Grain&Graze. Meat & Livestock Australia Limited, North Sydney. 1-13.
- BERGER, H.; MACHADO C.F.; AGNUSDEI M.; CULLEN B.R. 2014. Use of a biophysical simulation model (DairyMod) to represent tall fescue pasture growth in Argentina. *Grass Forage Sci.* 69: 441-453.
- BERONE, G.D.; Dinucci, E.; Fernandez, H.; Gastaldi, L.; Mattera, J.; Spada, M. 2017. Calibración y validación de un modelo de crecimiento para alfalfa (*Medicago sativa* L.). *R.I.A.* 43(3), 256-265.
- BERONE, G.D. 2016. Leaf expansion and leaf turnover of perennial C4 grasses growing at moderately low temperatures. *Rev. FCA, UBA.* 48:69-82.
- BERONE, G.D.; LATTANZI, F.A.; COLABELLI, M.R.; AGNUSDEI, M.G. 2007. A Comparative Analysis of the Temperature Response of Leaf Elongation in *Bromus stamineus* and *Lolium perenne* Plants in the Field: Intrinsic and Size-mediated Effects. *Ann. Bot.* 100:813–820.
- BIRCHAM, J.S. 1983. Herbage growth and utilisation under continuous stocking management. Ph.D. thesis. University of Edinburgh. 379 p.
- BIRCHAM, J.S.; HODGSON, J. 1983. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. *Grass Forage Sci.* 38:323-331.
- BRYANT, J.R.; SNOW V.O. 2008. Modelling pastoral farm agro-ecosystems: a review. *NZ J Agric Res.* 51:349-363.
- BURNS, J.C. 2009. Nutritive value. In: Fribourg, H.A.; Hannaway, D.B.; West, C.P. (eds.). Tall fescue for the Twenty-first Century. *Agron. Monogr.* 53. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI. pp.159-202.
- BURNS, J.C.; CHAMBLEE, D.S.; GIESBRECHT, F.G. 2002 Defoliation intensity effects on season-long dry matter distribution and nutritive value of tall fescue. *Crop Sci.*42:1274-1284.
- BUXTON, D.R.; REDFEARN, D.D. 1997. Plant Limitations to Fiber Digestion and Utilization. *Journal Nutrition.* 127(5):814S-818S.
- CALLOW, M.N.; LOWE, K.F.; BOWDLER, T.M.; LOWE, S.A.; GOBIUS, N.R. 2003. Dry matter yield, forage quality and persistence of tall fescue (*Festuca arundinacea*) cultivars compared with perennial ryegrass (*Lolium perenne*) in a subtropical environment. *Aust. J. Exp. Agric.* 43:1093–1099.

- CHAPMAN, D.F. 2016. Using Ecophysiology to Improve Farm Efficiency: Application in Temperate Dairy Grazing Systems. *Agriculture*. 6-17.
- CHAPMAN, D.F.; LEE, J.; WAGHORN G. 2014. Interaction between plant physiology and pasture feeding value: a review. *Crop Pasture Sci*. 65:721-734.
- CHAPMAN, D.F.; THARMARAJ, J.; AGNUSDEI, M.G.; HILL, J. 2013. Regrowth dynamics and grazing decision rules: further analysis for dairy production systems based on perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) pastures. *Grass Forage Sci*. 67:77-95.
- CHAPMAN, D.F.; KENNY, S.N.; BECA, D.; JOHNSON, I.R. 2008. Pasture and forage crop systems for non-irrigated dairy farms in southern Australia. 1. Physical production and economic performance. *Agric. Syst*. 97:108-125.
- CHAPMAN, D.F.; THARMARAJ, J.; NIE, N. 2007. Milk-production potential of different sward types in a temperate southern Australian environment. *Grass Forage Sci*. 63:221-233.
- CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: Baker, M.J. (ed.). *Grasslands for Our World*. SIR Publishing, Wellington. pp. 55-64.
- CHAVES, A.; BURKE, J.; WAGHORN, G.; BROOKES, I. 2006. Digestion kinetics of leaf, stem and inflorescence from five species of mature grasses. *J. Sci. Food Agric*. 86:816-825.
- CHERNEY, D.J.R.; CHERNEY, J.H. 2005. Forage Yield and Quality of Temperate Perennial Grasses as Influenced by Stubble Height. *Forage and Grasslands* 3:00-01..
- CROWDER, L.V. 1995. Interspecific and intergeneric hybrids of *Festuca* and *Lolium*. *J. Hered*. 44:195-203.
- CULLEN, B.; BULLEN, D.; HUTCHESON, C.; JACOBS, J.; DEIGHTON, M. 2017. Changes in nutritive characteristics associated with plant height, and nutrient selection by dairy cows grazing four perennial pasture grasses. *Animal Production Sci*. 57:1392-1397.
- DI MARCO, O.N.; HARKES H.; AGNUSDEI M.G. 2013. Calidad de agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum*) en estado vegetativo en relación con la edad y longitud de las hojas. *R.I.A.* 39:105-110.
- DONAGHY, D.J.; TURNER, L.R.; ADAMCZEWSKI, K.A. 2008. Effect of defoliation management on water-soluble carbohydrate energy reserves, dry matter yields, and herbage quality of Tall Fescue. *Agron. J.* 100:122-127.
- DURAND, J.L.; SCHÄUFELE, R.; GASTAL, F. 1999. Grass Leaf Elongation Rate as a Function of Developmental Stage and Temperature: Morphological Analysis and Modelling. *Ann. Bot.* 83:577-588.

- DURU, M. 2003. Effect of nitrogen fertiliser rates and defoliation regimes on the vertical structure and composition (crude protein content and digestibility) of a grass sward. *J Sci. Food Agric.* 83:1469-1479.
- DURU, M.; DUCROCQ, H. 2002. A model of lamina digestibility of orchardgrass as influenced by nitrogen and defoliation. *Crop Sci.* 42:214 – 223.
- DZOTSI, K.; BASSO, B.; JONES, J. 2013 Development, uncertainty and sensitivity analysis of the simple SALUS crop model in DSSAT. *Ecol. Model.* 260:62-76.
- ERRECART, P.M.; AGNUSDEI, M.G.; LATTANZI, F.A.; MARINO, M.A. 2012. Leaf nitrogen concentration and chlorophyll meter readings as predictors of tall fescue nitrogen nutrition status. *Field Crops Res.* 129:46-58.
- FATICHI, S.; LEUZINGER, S.; KOERNER, C. 2014 Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytol.* 201:1086-1095.
- FULKERSON, W.J.; NEAL, J.S.; CLARK, C.F.; HORADAGODA, A.; NANDRA, K.S.; BARCHIA, I. 2007. Nutritive value of forage species grown in the warm temperate climate of Australia for dairy cows: Grasses and legumes. *Livest Sci.* 107:253-264.
- FULKERSON, W.J.; DONAGHY, D.J. 2001. Plant soluble carbohydrate reserves and senescence- key criteria for developing an effective grazing management system for ryegrass-based pastures: A review. *Aust. J. Exp. Agric.* 41:261–275.
- GANCHE, E.; O'DONOVAN, M.; DELABY, L.; BOLAND, T.; KENNEDY, E. 2015. Does post-grazing sward height influence sward characteristics, seasonal herbage dry-matter production and herbage quality? *Grass Forage Sci.* 70:130-143.
- GARCÍA, S.; ISLAM, M.; CLARK, C.; MARTIN, P. 2014. Kikuyu-based pasture for dairy production: a review. *Crop Pasture Sci.* 65:787-797.
- GARCIARENA, D.A. 1982. Digestibilidad in vivo del agropiro. Predicción por índices fecales. Tesis Ing. Agr. Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Agrarias. Balcarce, Argentina. 57 p.
- GASTAL, F.; LEMAIRE, G. 2002. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *J. Exp. Bot.* 53:789-799.
- GASTAL, F.; BÉLANGER, G.; LEMAIRE, G. 1992. A model of the leaf extension rate in tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Ann. Bot.* 70:437-442.
- GIRALDO, L.M.; LIZCANO, L.J.; GIJSMAN, A.J.; RIVERA, B.; FRANCO, L.H. 2001. Adapting the CROPGRO model of DSSAT to simulate the growth of *Brachiaria decumbens*. In: Bowen, W.T., Malagamba, P., Quiroz, R., Holle, M., White, J., Leon-Velarde, C., Van Laar, H.H. (eds.), *Third International Symposium on Systems Approaches for Agricultural Development*. International Potato Center (CIP), Lima, Perú. pp. 14-18.
- GÓMEZ, P.O.; AELLO, M.S.; CHIFFLET DE VERDE, S.; ROSSO, O. y MATINATA, L. 1982. El agropiro (*Agropyrum elongatum*) como recurso forrajero invernal, bajo

- distintas condiciones de manejo. I: Pastoreo primavera-estival 1977-78. Rev. Arg. Prod. Anim. 9:21-34.
- GROOT, J.C.; LANTINGA, E.A. 2004. An object-oriented model of the morphological development and digestibility of perennial ryegrass. Ecol. Model. 177:297-312.
- GROOT, J.C.; LANTINGA, E.A.; NEUTEBOOM, J.H.; DEINUM, B. 2003. Analysis of the temperature effect on the components of plant digestibility in two populations of perennial ryegrass. J. Sci. Food Agric. 83:320–329.
- GROOT, J.C.; NEUTEBOOM, J.H. 1997. Composition and digestibility during ageing of Italian ryegrass leaves of consecutive insertion the same levels. J. Sci. Food Agric. 75:227–236.
- HÅKANSON, L. 1995. Optimal size of predictive models. Ecol Model. 78:195-204.
- HAMILTON, S.; HUSSAIN, M.; BHARDWAJ, A.; BASSO, B.; ROBERTSON, G. 2015. Comparative water use by maize, perennial crops, restored prairie, and poplar trees in the US Midwest. Environ. Res. Lett. 10:064015.
- INSUA, J.R.; BERONE G.D. 2016. Ganancia de peso de terneras de recría en pasturas de agropiro y festuca alta. Rev. Prod. Anim. 36(1):209.
- INSUA, J.R.; BERONE G.D. 2017. Modelación de rendimiento potencial y brechas de producción forrajera de festuca alta. Rev. Prod. Anim (RAPA). 37(1):103.
- INSUA, J. R., AGNUSDEI M. G.; DI MARCO O. N. 2017. Leaf morphogenesis influences nutritive-value dynamics of tall fescue (*Lolium arundinaceum*) cultivars of different leaf softness. Crop Pasture Sci. 68:51-61.
- INSUA, J.R.; AGNUSDEI, M.G.; BERONE, G.D; BASSO, B.; MACHADO, C.F. 2018. Modelling the nutritive value of defoliated tall fescue pastures based on leaf morphogenesis. Artículo en revisión
- INSUA, J.R.; AGNUSDEI, M.G.; UTSUMI, S.; BERONE, G.D. (en prensa). Morphological, environmental and management factors affecting nutritive value of tall fescue. Crop Pasture Sci.
- INSUA, J.R.; UTSUMI, S.; BASSO, B. 2018a. Estimation of spatial and temporal variability of pasture growth in grazing rotation coupling UAV with crop simulation models. Artículo en revision.
- INSUA, J.R.; UTSUMI, S.; BASSO, B. 2018b Pasture growth under different nitrogen and defoliation prescriptions in Argentina and the United States: Field and modelling experiments. Artículo en revisión
- JACOBSON, D.R.; SINGER, R.H.; RUST, J.W.; SEATH, D.M. 1957 A preliminary comparison of the nutritive value of orchdgrass, smooth bromegrass, Kentucky-31 fescue and G1-43 fescue. J. Dairy Sci. 40:613.

- JOHNSON I.R. 2013. Biophysical pasture model documentation: model documentation for DairyMod EcoMod and the SGS Pasture Model. IMJ model documentation: Animal intake and metabolism. 7:1-25.
- JOHNSON, I.R.; CHAPMAN D.F.; SNOW V.O.; ECKARD R.J.; PARSONS A.J.; LAMBERT M.G.; CULLEN B.R. 2008. DairyMod and EcoMod: biophysical pasture-simulation models for Australia and New Zealand. *Agric. Sys.* 48:621-631.
- JOHNSON, I.R.; THORNLEY, J.H.M. 1983. Vegetative crop growth model incorporating leaf area expansion and senescence, and applied to grass. *Plant Cell Environ.* 6:721-729.
- JONES, J.W.; HOOGENBOOM, G.; PORTER, C.H.; BOOTE, K.J.; BATCHELOR, W.D.; HUNT, L.A.; WILKENS, P.W.; SINGH, U.; GIJSMAN, A.J.; RITCHIE, J.T. 2003. The DSSAT cropping system model. *Eur. J. Agron.* 18:235-265.
- JUNG, H.G; ALLEN, M.S. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *J. Animal Sci.* 73:2774-2790.
- JUNG, H.J. 1989. Forage lignins and their effects on fiber digestibility. *Agron. J.* 81:33-38.
- KAVANOVÁ, M.; GRIMOLDI, A.A.; LATTANZI, F.A.; SCHNYDER, H. 2006. Phosphorus nutrition and mycorrhiza effects on grass leaf growth. P status- and size-mediated effects on growth zone kinematics. *Plant Cell Environm.* 29:511-520.
- KÜPPERS, M. 1985. Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. 4° Growth form and partitioning. *Oecologia.* 66:343-352.
- LASSITER, C.A.; SEATH, D.M.; WOODRUFF, J.W.; TAYLOR, J.A.; RUST, J.W. 1956. Comparative value of Kentucky bluegrass, Kentucky31 fescue, orchardgrass, and bromegrass as pasture for milk cows. II. Effect of kind of grass on dry matter and crude protein contents and digestibility and intake of dry matter. *J.Dairy Sci.* 39:581-588.
- LATTANZI, F.A. 1998. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el crecimiento otoño-invernal y la morfogénesis de cultivares de festuca alta con diferentes patrones de crecimiento estacional. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Argentina. 115 p.
- LATTANZI, F.A.; MAZZANTI, A.; WADE, M.H. 2007. Seasonal animal production of temperate and Mediterranean tall fescue cultivars under continuous variable stocking with close control of sward state. *Aust. J. Agric. Res.* 58:203-213.
- LEE, J.M.; DONAGHY, D.J.; ROCHE, J.R. 2007. The effect of grazing severity and fertiliser application during winter on herbage regrowth and quality of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Aust. J. Exp. Agr.* 47:825-832.

- LEMAIRE, G.; DA SILVA S.C.; AGNUSDEI M.G.; WADE M.; HODGSON J. 2009. Interactions between leaf lifespan and defoliation frequency in temperate and tropical pastures: a review. *Grass Forage Sci.* 64:341-353.
- LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M. 2000. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: LEMAIRES, G.; HODGSON, J.; de MORAES, A.; CARVALHO, P.C. de F.; NABINGER, C. (eds). *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CAB International. pp. 265-287.
- LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (eds). *The ecology and management of grazing system*. CAB International, Guilford. pp. 3-36.
- LEMAIRE, G.; GASTAL, F. 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: Lemaire, G. (ed.). *Diagnosis of the nitrogen status in crops*. Heidelberg, Springer-Verlag, 1:3-41.
- LI, F.; MIAO, Y.; HENNIG, S.D.; GNYP, M.L.; CHEN, X.; JIA, L.; BARETH, G. 2010. Evaluating hyperspectral vegetation indices for estimating nitrogen concentration of winter wheat at different growth stages. *Precis. Agric.* 11:335-357.
- LOWE, K.F.; BOWDLER, T.M.; CASEY, N.D.; MOSS, R.J. 2000. Performance of temperate perennial pastures in the Australian subtropics 1. Yield, persistence and pasture quality. *Aus. J. Exp. Agr.* 39:663-676.
- MACADAM, J.W.; NELSON, C.J. 1987. Specific leaf weight in zones of cell division, elongation and maturation in tall fescue leaf blades. *Ann. Bot.* 59:369-376.
- MATTERA, J.; BERONE, G.D.; IACOPINI, L.; MENDEZ, D.G.; RÉ, A.; BARBERA, P.; ROMERO, L. 2017. Calibración del modelo McCall para raigrás anual (*Lolium multiflorum*). *Rev. Prod. Anim.* 37(1):73.
- MAURICE, I.; GASTAL, F.; DURAND, J.L. 1997. Generation of form and associated mass deposition during leaf development in grasses: a kinematic approach for non-steady growth. *Ann. Bot.* 80:673-683.
- MAYLAND, H.F.; ASAY, K.H. and CLARK, D.H. 1992. Seasonal trends in herbage yield and quality of Agropyrons. *J. Range Manage.* 45(4):369-374.
- MAYNE, C.; NEWBERRY, R.; WOODCOCK, S.; WILKINS, R. 1987. Effect of grazing severity on grass utilization and milk production of rotationally grazed dairy cows. *Grass Forage Sci.* 42:59-72.
- MAZZANTI, A.; CASTAÑO, J.; SEVILLA, G.H.; ORBEA, J.R. 1992. Características agronómicas de especies y cultivares de gramíneas y leguminosas forrajeras adaptadas al sudeste de la provincia de Buenos Aires. INTA. CERBAS, EEA Balcarce, Balcarce. 73p.

- MAZZANTI, A.; LEMAIRE, G.; GASTAL, F. 1994. The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. 1. Herbage growth dynamics. *Grass Forage Sci.* 49:111-120.
- MCCALL, D.G.; BISHOP-HURLEY, G.P. 2003. A pasture growth model for use in a whole-farm dairy production model. *Agric Sys.* 76:1183–1205.
- MCCOWN, R.L.; HAMMER G.L.; HARGREAVES J.H.G.; HOLZWORTH D.P.; FREEBAIRN D.M. 1996. APSIM: a novel software system for model development, model testing and simulation in agricultural systems research. *Agric. Sys.* 50:255-271.
- MCMASTER, G.S.; WILHELM, W.W. 1997. Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Agric. Forest Meteorol.* 87:291-300.
- MERTENS, D.R. 2009. Impact of NDF content and digestibility on dairy cow performance. *Adv. Dairy Technol.* 21:191-201.
- MICHELL, P.; FULKERSON, W. 1987. Effect of grazing intensity in spring on pasture growth, composition and digestibility, and on milk production by dairy cows. *Aus. J. Exp. Agr.* 27:35-40.
- MILNE, G.D. 2001. Tall fescue - dramatic changes. In: Proceedings of the Grassland Society of Victoria 42nd Annual Conference. Mount Gambier, South Australia. pp.60-69.
- MILNE, G.D. 2009. Management in New Zealand, Australia, and South America. In: Fribourg, H.A.; Hannaway, D.B.; West, C.P. (eds.). Tall fescue for the Twenty-first Century. *Agron. Monogr.* Madison, WI. pp.101-118.
- MILNE, G.D.; SHAW, R.; POWELL, R.; PIRIE, B.; PIRIE, J. 1997. Tall fescue use on dairy farms. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association* 59:163-167.
- MITCHELL, P.L. 1997. Misuse of regression for empirical validation of models. *Agric. Sys.* 54:313-326.
- NASCA, J.A.; VIALE, V.; MOLINA, A.; FELDKAMP, C.R.; ARROQUY, J.I.; COLOMBATTO, D. 2017. Evaluación de un modelo de producción de pasturas en condiciones del subtrópico argentino. *Rev. Prod. Anim.* 37(1):118.
- NAVE, R.L.; SULC, R.M.; BARKER, D.J.; ST-PIERRE, N. 2014. Changes in forage nutritive value among vertical strata of a cool-season grass canopy. *Crop Sci.* 54:2837-2845.
- NAVE, R.L.G.; SULC, R.M.; BARKER, D.J. 2013. Relationships of forage nutritive value to cool-season grass canopy characteristics. *Crop Sci.* 53:341-348.
- NELSON, C.J. 2000. Shoot Morphological Plasticity of Grasses: Leaf Growth vs. Tillering. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Carvalho, P.C. de F.; Nabinger, C.(eds.). *Grassland ecophysiology and grazing ecology.* CAB International. Wallingford, UK. pp. 101-126.

- NRC. 2001. Nutrient Requirements of Beef Cattle. 7th revised ed. The National Academies Press. Washington. 248p.
- OBA, M.; ALLEN, M. 1999. Evaluation of the importance of the digestibility of neutral detergent fiber from forage: effects on dry matter intake and milk yield of dairy cows. J. Dairy Sci. 82:589-596.
- OJEDA, J.; PEMBLETON, K.; ISLAM, M.; AGNUSDEI, M.G.; GARCIA S. 2016. Evaluation of the agricultural production systems simulator simulating Lucerne and annual ryegrass dry matter yield in the Argentine Pampas and south-eastern Australia. Agric. Syst, 143:61-75.
- PARSONS, A.J. 1988. The effects of season and management on the growth of grass swards. In: Jones, M.B.; Lazenby, A. (eds.) The Grass Crop: The Physiological Basis of Production. Chapman and Hall, London. pp. 129-177.
- PAVAN, E. 2012. ¿Qué tipo de tecnologías de pasturas demanda la ganadería vacuna? Una visión desde la terminación pensando en la calidad de la carne. Jornada Pasturas 2012: Hacia una ganadería competitiva y sustentable. 23 Marzo 2012, Mar del Plata. 95-99.
- PLANISICH A.; AGNUSDEI M.G.; DI MARCO O.N. 2012. Ganancia de peso de novillos pastoreando agropiro alargado manejado en base a indicadores ecofisiológicos. Rev. Prod. Anim, 32(1):281.
- RAESIDE, M.C.; FRIEND, M.A.; BEHRENDT, R.; LAWSON, A.R.; CLARK, S.G. 2012. Evaluation of tall fescue (*Festuca arundinacea*) as a forage for sheep in the temperate high-rainfall zone of south-eastern Australia. Grass Forage Sci. 67:411-425.
- REARTE, D. 2007. Situación de la Ganadería Argentina en el Contexto Mundial. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires. 25p.
- RECAVARREN, P. 2012. Manejo ecofisiológico de festucas puras en la depresión del Laprida. Jornada Pasturas 2012: Hacia una ganadería competitiva y sustentable. 23 Marzo 2012, Mar del Plata. 91-95.
- REYES, J.; VIDAL, I.; GONZALEZ, M.; FONTE, D. 2000. Three grazing intensities on star grass (*Cynodon nlemfuensis*) performance. Cuban J. Agricul. Sci. 34:121-127.
- RICCI, P. 2007. Consumo y digestibilidad in vivo de bovinos alimentados con heno y henolaje de agropiro. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Argentina. 82p.
- ROMERA, A.J.; BEUKES, P.; CLARK, C.; CLARK, D.; LEVY, H.; TAIT, A. 2010. Original paper: Use of a pasture growth model to estimate herbage mass at a paddock scale and assist management on dairy farms. Comput. Electron. Agric.74:66-72.

- ROMERA, A.; MCCALL, D.; LEE, J.; AGNUSDEI, M. 2009. Improving the McCall herbage growth model. *New Zeal. J. Agr. Res.* 52:477-494.
- ROBSON, M.J.; DEACON, M.J. 1978 Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass. II. Changes in the weight and chemical composition of single leaves during their growth and death. *Ann. Bot.* 42:1199-1213.
- ROBSON, M.J. 1967. A comparison of British and North African varieties of tall fescue. 1- Leaf growth during winter and the effect on it of temperature and daylength. *J. Applied Ecol.* 4:475-484.
- ROTZ, C.; CORSON, M.; CHIANESE, D.; MONTES, F.; HAFNER, S.; COINER, C. 2012. The integrated farm systems model reference manual. Version 3.6. Pasture Systems and Watershed Management Research Unit, Agricul. Research Service. USDA. 191 p.
- SANTUCHO, G. 1993. Parámetros de una pastura de agropiro que influyen en el consumo, dieta y comportamiento ingestivo de novillos en pastoreo. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina. 88 p.
- SATTER, L.; JUNG, H.; VAN VUUREN, A.; ENGELS, F. 1999. Challenges in the nutrition of high producing ruminants. In: Jung H.; Fahey, G. (eds.) Nutritional ecology of herbivores. Proceedings of the international symposium on the nutrition of herbivores. ASAS Illinois, USA. pp.609-646.
- SCA. 1990 Feeding standards for agricultural livestock. Ruminants. CSIRO. Melbourne. 266p.
- SCHENEITER, J.O.; CAMARASA, J.; CARRETE, J.R.; AMENDOLA, C. 2016. Is the nutritive value of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) related to the accumulated forage mass? *Grass Forage Sci.* 71:102-111.
- SCHNYDER, H.; NELSON, C.J.; COUTTS, J.H. 1987. Assessment of spatial distribution of growth in the elongation zone of grass leaf blades. *Plant Physiol.* 85:290-293.
- SKINNER, R.H.; NELSON, C.J. 1994. Epidermal cell division and coordination of leaf and tiller development. *Ann. Bot.* 74:9-15.
- SKINNER, R.H.; NELSON, C.J. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Sci.* 35:4-10.
- TEDESCHI, L.O. 2006. Assessment of the adequacy of mathematical models. *Agric Sys.* 89:225-247.
- VAN SOEST, P.J. 1994. Nutritional ecology of the ruminant. Cornell University Press, Ithaca, NY. 476 p.
- WERGER, M.; HIROSE, T.; DURING, H.; HEIL, G.; HIKOSAKA, K.; ITO, T.; NACHINSHONHOR, U.; NAGAMATSU, D.; SHIBASAKI, K.; TAKATSUKI, S.; VAN

- RHEENEN, J.; ANTEN, N. 2002. Light partitioning among species and species replacement in early successional grasslands. *J. Veg. Sci.* 13:615-626.
- WEST, G.; BROWN, J.; ENQUIST, B. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science.* 276:122-126.
- WILSON, J. R.; KENNEDY, P.M. 1996. Plant and animal constraints to voluntary feed intake associated with fibre characteristics and particle breakdown and passage in ruminants. *Aust. J. Agric. Res.* 47:199-225.
- WILSON, J.R.; MERTENS, D.R. 1995. Cell wall accessibility and cell structure limitations to microbial digestion of forage. *Crop Sci.* 35:251-259.
- WILSON, J.R. 1976a. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. I. Development rate, chemical composition and quality. and dry matter digestibility. *Aust. J. Agric. Res.* 27:343-354.
- WILSON, J.R. 1976b. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. II. Anatomy. *Aust. J. Agric. Res.* 27:355-364.
- WILSON, J.R. 1994. Cell wall characteristics in relation to forage digestion by ruminants. *J Agric. Sci. Camb.* 122:173-182.
- WILSON, J.R. 1997. Structural and anatomical traits of forages influencing their nutritive value for ruminants. *Simposio internacional sobre produção animal em pastejo. Viçosa, MG. Anais Viçosa, MG: UFV. pp.173-208.*
- WOODWARD, S.J.R.; ROLLO M.D. 2002. Why pasture growth prediction is difficult. *Agronomy.* 32:17-26.