

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

**EFFECTO DE LA INTENSIDAD DEL PASTOREO
SOBRE LA ESTRUCTURA DE UNA PASTURA DE
LOLIUM PERENNE CV HORIZON**

Por

Sylvia Saldanha Odriozola

**Tesis de Maestría en Ciencias Agrarias
Orientación: Producción Animal**

**URUGUAY
2009**

TESIS DE MAESTRÍA APROBADA POR

Ing .Agr. (Dra.) Laura Astigarraga (Presidente)

Ing .Agr. (Dr.) Carlos Nabinger (Vocal)

Ing .Agr. (Ph.D.) Walter Ayala (Vocal)

Ing .Agr. (Dr.) Elbio Berretta (Vocal)

Ing .Agr. (Ph.D). Pablo Boggiano (Director de tesis)

AUTORA: _____
Ing. Agr. Sylvia Saldanha Odriozola

Fecha: 11 de noviembre de 2009.

DEDICATORIA

A mis hijos. Por todos esos tiempos en que crecimos y disfrutamos juntos. Y por todos esos momentos, gratos o difíciles, en que no estuve realmente presente.

AGRADECIMIENTOS

Al Profesor Pablo Boggiano, por el valioso estímulo, comprensión y conocimientos transmitidos durante este período.

A la Profesora Mónica Cadenazzi, por su amistad y la asesoría estadística que posibilitó desarrollar este trabajo.

A los estudiantes de grado con quienes compartimos el área experimental, especialmente a Lucía García Pintos, Germán García y Martín López, sin cuya colaboración hubiese sido más difícil este emprendimiento.

A Walter Ayala, Virginia Beretta, Elbio Beretta, Francisco Formoso, Daniel Formoso, Carlos Nabinger, Fabiana Pezzani, Ricardo Rodríguez y Fernando Santiñaque, por las valiosas sugerencias y correcciones brindadas en diferentes etapas del trabajo.

A todos aquellos que lo hicieron posible, por su disposición y amabilidad, especialmente a Juan Carlos Pérez, José Ferrón, Celmira Saravia, funcionarias de la Biblioteca de la Facultad de Agronomía, y personal del Aeropuerto Chakling.

A mis amigos y amigas, por su incondicional amistad, amparo, paciencia y comprensión.

A mis padres, por ser ejemplos de responsabilidad y dedicación, y por su valiosa y constante colaboración e incentivo.

A Dios, por brindarme la sabiduría para amar la vida y por darme la inagotable fuerza y perseverancia que me posibilita vivirla. Y por su infinita paciencia.

Gracias.

RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo evaluar el efecto de la intensidad del pastoreo en la estructura de una pastura de *Lolium perenne*. Se aplicaron cuatro niveles de intensidad a través de diferentes ofertas de forraje (OF): 2,0 – 4,5 - 7,0 y 9,5 kg MS/ 100 kg de peso vivo animal, con pastoreos con carga intermitente - franjas diarias –, el 6 de agosto, 20 de setiembre, 22 de octubre, 10 y 30 de noviembre. El diseño fue completamente al azar con dos repeticiones. Se evaluaron las pasturas pre y pos pastoreo, ajustándose modelos de regresión lineales y cuadráticos entre las OF y las variables estudiadas. A los pocos días de la aplicación de los tratamientos el agua almacenada en el suelo fue disminuyendo, siendo máximo el déficit de agua en el suelo al tercer pastoreo (segunda fecha de evaluación). Posteriormente las altas temperaturas pudieron afectar el crecimiento de la pastura. Algunas de las relaciones entre las variables y las OF variaron con la fecha al variar las condiciones ambientales, el intervalo entre pastoreos y el estado de desarrollo de las pasturas. Las respuestas a las OF en el peso de los macollos (Peso seco del macollo $_{\text{set-nov}} = 19,3 + 8,1 \text{ OF}$; $P < 0,0001$; $r^2 = 0,70$) y su composición se detectaron antes que las del número de macollos (Densidad de macollos $_{\text{oct-nov}} = 1821 + 209 \text{ OF}$; $P < 0,001$; $r^2 = 0,76$), y número de plantas ($\text{N}^\circ \text{ plantas/m}^2_{\text{nov}} = 270 + 58 \text{ OF}$; $P < 0,0001$; $r^2 = 0,84$). En las condiciones de este trabajo, la biomasa aérea acumulada aumentó con las OF, así como la biomasa de láminas verdes (Biomasa de láminas verdes $_{\text{oct-nov}} = 659,3 - 151,4 \text{ OF} + 19,7 \text{ OF}^2$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,73$) dado por un mayor peso de láminas y densidad de macollos, ya que el número de hojas/macollo no fue afectado por las OF.

SUMMARY

The objective of the present work was to evaluate the effect of the intensity of defoliation in the structure of a pasture of *Lolium perenne*. With intermittent grazing in daily strips (August 6, September 20, October 22, 10 and 30 of November) levels of intensity were applied through different forage offers (OF): 2,0 - 4,5 - 7,0 and 9,5 kg MD / 100 kg of animal body weight. The design was totally at random with two repetitions. There were also evaluated pre and post grazed pastures, being adjusted lineal and quadratic regression models between the OF and the studied variables. After few days of the application of the treatments the available water in the floor was diminishing, being maximum the deficit of water in the floor during the third grazing period (second evaluation date). Later on, the high temperatures could affect the pasture growth. Some of the relationships between the variables and the OF changed with the evaluation date, because the environmental conditions, the interval between defoliation and the development state of pastures varied. Relationships between the weight of the tillers and their composition with OF (Weight dry of the tiller $_{\text{set-nov}} = 19,3 + 8,1 \text{ OF}$; $P < 0,0001$; $r^2 = 0,70$) were detected before those of the tillers (Density of tillers $_{\text{oct-nov}} = 1821 + 209 \text{ OF}$; $P < 0,001$; $r^2 = 0,76$), and of plants number ($N^{\circ} \text{ plants/m}^2_{\text{nov}} = 270 + 58 \text{ OF}$; $P < 0,0001$; $r^2 = 0,84$). Under the conditions of this work, the accumulated aerial biomass increased with OF, as well as the biomass of green leaves (Biomass of green leaves $_{\text{oct-nov}} = 659,3 - 151,4 \text{ OF} + 19,7 \text{ OF}^2$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,73$) given by a bigger weight of leaf blade and tillers density. Number leaves/tiller were not affected by the OF.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Hipótesis.....	3
1.2 Objetivo general.....	3
1.3 Objetivos específicos.....	4
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	5
2.1. Plasticidad fenotípica.....	5
2.2. Estructura de las pasturas.....	6
2.3. Densidad de macollos.....	8
2.4. Tamaño de macollos.....	9
2.4.1. Número de hojas/macollo.....	9
2.4.2. Tamaño de hoja.....	10
2.5. Relación tamaño/densidad de macollos.....	10
2.6. Carbohidratos de reservas.....	13
2.7. Condiciones ambientales y estado fenológico de la pastura.....	14
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
3.1. Localización.....	16
3.2. Suelo.....	16
3.3. Clima.....	16
3.4. Período experimental.....	17
3.5. Condiciones ambientales.....	17
3.6. Material experimental.....	19
3.7. Tratamientos.....	19
3.8. Diseño experimental.....	20
3.9. Análisis estadístico.....	20

3.10. Conducción del experimento.....	21
3.11. Determinaciones.....	22
3.11.1. Muestreo.....	22
3.11. 2. Variables.....	22
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	24
4.1. DENSIDAD DE MACOLLOS Y SU COMPOSICIÓN. RELACIÓN CON EL PESO DE MACOLLOS.....	24
4.1.1. Densidad de macollos.....	24
4.1.2. Estructura de la población de macollos.....	29
4.1.2.1 - <i>Densidad de macollos pequeños</i>	29
4.1.2.2 - <i>Densidad de macollos grandes</i>	31
4.1.3. Densidad de plantas.....	32
4.1.4. Número de macollos/planta.....	35
4.1.5. Peso de macollo.....	37
4.1.5.1. <i>Peso de macollos grandes</i>	40
4.1.5.2. <i>Peso de macollos pequeños</i>	41.
4.1.6. Relación peso/densidad de macollos.....	42
4.1.7. Relaciones con el forraje remanente.....	44
4.2. COMPOSICIÓN DE LA BIOMASA AÉREA Y RELACIONES ENTRE LOS COMPONENTES.....	48
4.2.1. Biomasa aérea.....	48
4.2.2. Altura del forraje disponible.....	50
4.2.3. Composición de la biomasa aérea.....	52
4.2.3.1. <i>Biomasa verde</i>	52
4.2.3.2. <i>Biomasa muerta</i>	54
4.2.4. Composición de la biomasa verde.....	56
4.2.4.1. <i>Biomasa de láminas</i>	56.
4.2.4.2. <i>Biomasa de vainas</i>	60

4.2.4.3. Relación en peso seco: lámina/vaina.....	61
4.2.5. Composición de la biomasa de láminas.....	63
4.2.5.1. <i>Número de hojas/macollo</i>	63
4.2.5.2. <i>Densidad de macollos</i>	66
4.2.5.3. <i>Peso de lámina</i>	67
5. CONCLUSIONES.....	72
6. BIBLIOGRAFÍA.....	74

LISTA DE CUADROS

Cuadro N°	Página
1. Precipitaciones, pp estimadas cada 30días, T media, T máxima media, T mínima media y T acumulada desde la siembra al primer pastoreo y entre pastoreos.....	19
2. Densidad de plantas (plantas/m ²) promedio de todas las OF según fecha y proporción de plantas (%) según la densidad de plantas al 20/9 de cada OF, por OF y fecha.....	34
3. Número de macollos/planta según OF y fecha, promedio de todas las OF por fecha y promedio de todas las fechas para cada OF.....	36
4. Biomasa de láminas verdes (kgMS/ha) pos pastoreo, promedio de todas las fechas, según OF (%)......	59
5. Número de hojas/macollo promedio de todas las OF por fecha.....	64

LISTA DE FIGURAS

Figura N°	Página
1. Balance hídrico para el sitio experimental, período marzo-noviembre 2006.....	18
2. Relaciones entre densidad de macollos (macollos/m ²) y OF según fecha (22/10, 10/11 y 30/11).....	25
3. Relaciones entre densidad de macollos pequeños (macollos/m ²) y OF según fecha (20/9, 10/11 y 30/11).....	30
4. Relaciones entre densidad de macollos grandes (macollos/m ²) y OF según fecha (22/10,10/11 y 30/11).....	32
5. Relaciones entre peso de macollos (mg MS) y OF según fechas (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).....	38
6. Relaciones entre peso de macollos grandes (mg MS) y OF según fecha (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).....	40
7. Relaciones entre peso de macollos pequeños (mg MS) y OF según fecha (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).....	42
8. Relaciones entre peso y densidad de macollos para el 22/10 y el 30/11, y para el 22/10 cuando la densidad de macollos es mayor a 3400 macollos/m ²	43
9. Relación entre altura del forraje remanente -pos pastoreo- (cm) y OF para todo el período.....	45
10. Relación entre peso de macollo en el forraje remanente -pos pastoreo- (mg MS) y OF para el 22/9 y 12/11.....	46
11. Relación entre el peso del macollo en el forraje remanente (mg MS) y el peso del macollo al siguiente pastoreo (mg MS) para todo el período....	47
12. Relaciones entre biomasa aérea acumulada pre pastoreo (kg MS/ha) y OF según fecha (20/9,22/10,10/11y 30/11).....	49
13. Relaciones entre altura de la biomasa aérea pre pastoreo (cm) y OF según fecha (20/9, 22/10,10/11 y 30/11).	52

14. Relaciones entre biomasa verde pre pastoreo (kg MS/ha) y OF según fecha (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).....	53
15. Relaciones entre biomasa muerta pre pastoreo (kg MS/ha) y OF según fecha (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).....	54
16. Relaciones entre biomasa de láminas (kg MS/ha) y OF según fechas (22/10, 10/11 y 30/11).....	57
17. Relaciones entre proporción de láminas en la biomasa verde y OF según fechas (22/10, 10/11 y 30/11).....	58
18. Relaciones entre biomasa de vainas (kg MS/ha) y OF según fechas (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).....	60
19. Relaciones entre relación lámina-vaina, en peso seco, y OF según fecha (22/10, 10/11 y 30/11).....	61
20. Relaciones entre número de láminas en expansión/macollo y OF según fecha (22/10, 10/11 y 30/11).....	66
21. Relaciones entre peso de lámina (mg MS) y OF según fecha (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).....	68
22. Relaciones entre altura del pseudotallo (cm) y OF según fecha (20/9, 10/11 y 30/11).....	70

1. INTRODUCCIÓN

El área de praderas sembradas en los sistemas ganaderos del Uruguay es reducida y no ha manifestado cambios importantes a través de los años. Una de las limitantes al incremento en área de estas pasturas es su baja persistencia, lo que incrementa el costo de las mismas dada su reducida vida útil. Muchos son los factores que inciden en dicha persistencia siendo el manejo del pastoreo uno de los que interactúa con todos los demás.

El manejo de las pasturas en sistemas intensivos es complejo para ganaderos, extensionistas y científicos (Leaver y Weissbach, 1993). Los pastoreos deben tener como objetivo maximizar el crecimiento y utilización de forraje de alta calidad, manteniendo la persistencia productiva, de forma que contribuyan a la estabilidad a largo plazo de los ecosistemas, reduciendo la contaminación ambiental (Brock y Hay, 1993). El ajuste de la presión de pastoreo es una herramienta disponible de manejo, importante para una eficiente utilización (Leaver y Weissbach, 1993).

La intensidad de pastoreo en las praderas sembradas en Uruguay es muy variable según la estación del año, el sistema productivo y las condiciones ambientales, pero en general es excesiva, generando pérdidas en productividad y persistencia y afectando la sustentabilidad de las rotaciones forrajeras.

Tempranamente se desarrollaron modelos de manejo de la defoliación basados en el concepto del índice de área foliar (IAF), con el objetivo de optimizar el balance entre la intercepción y la conversión de la radiación fotosintéticamente activa en biomasa vegetal (Brougham, 1956). Estos modelos demostraron que bajas frecuencias de defoliaciones producen más materia seca pero de menor calidad, y que la intensidad de las defoliaciones afectan el área foliar que intercepta la energía luminosa, el contenido de los carbohidratos

de reserva y los nutrientes absorbidos por el sistema radicular, pudiendo producirse muerte de macollos (Brock y Hay 1993, Gastal et al. 2004).

A partir de la década de 1970 se comienza a utilizar el concepto de cambios compensatorios entre densidad y tamaño de los macollos producidos por la interacción de la frecuencia e intensidad del pastoreo. Se habla pues de plasticidad fenotípica, definida ésta como la capacidad de la pastura de adaptar su estructura (tamaño, número y orientación espacial de los órganos) al ambiente y al manejo de la defoliación (Davies, 1988). Comienza así el estudio, a nivel de macollo, del origen, producción y muerte de tejidos, analizados a través de componentes del crecimiento: aparición de hojas, tasa de crecimiento y tasa de senescencia de hojas, aparición y muerte de macollos y masa específica de órganos (Davies 1988, Lemaire y Chapman 1996).

Esto permite explicar los rendimientos de forraje constantes frente a diferentes dotaciones o estados de la pastura que se dan bajo pastoreo continuo y condiciones ambientales no limitantes, especialmente en *Lolium perenne* (Bircham y Hodgson 1983, Matthew et al. 2000, Gastal et al. 2004, Agnusdei y Assuero 2004).

Pero bajo variados niveles de estrés fisiológico, en pastoreos intermitentes donde la variación en el IAF de la pastura es máxima (Lemaire, 2001) o bajo condiciones de recursos limitantes y/o cambiantes, los procesos se modifican, o cambian las tasas con que ocurren (Agnusdei y Assuero, 2004).

Esto determina que existan problemas para interpretar o predecir a nivel de comunidad los sucesos que ocurren al modificar el manejo del pastoreo, es decir aún hay interrogantes sobre las bases ecofisiológicas. Los procesos de formación, crecimiento y reposición de órganos, a niveles altos de organización ecológica, no se comprenden totalmente (Brock y Fletcher 1993, Brock y Hay 1993) porque:

1. Generalmente se focaliza el estudio en un proceso en particular no priorizando la relación entre ellos (Matthew et al. 1998, Matthew et al. 2001).

2. Las estimaciones son a nivel de macollos y difícilmente se incorpora la organización segmental (fitómeros) de éstos (Yang et al., 1998), así como su integración funcional (Colvill y Marshall, 1981) y

3. Las pasturas son una colección de unidades biológicas individuales que interactúan y que integradas, determinan propiedades emergentes de las mismas (Lemaire, 2001).

Por otro lado el momento de aplicar los pastoreos es también otra variable importante de la defoliación (Gastal et al., 2004). El manejo de raigrás perenne en primavera es crucial, ya que es un período que incide en el desempeño y producción posterior (Tallowing et al. 1989, Brock y Hay 1993, Fulkerson et al. 1993, Donaghy y Fulkerson 2002) además de ocurrir un cambio fenológico en el desarrollo de muchos macollos.

El objetivo de este trabajo fue estudiar sobre una pastura de *Lolium perenne* cv. Horizon las respuestas en el número y peso de los macollos, y en la biomasa aérea acumulada y su composición, a intensidades de pastoreos aplicadas como ofertas de forraje (OF) de 2,0- 4,5 -7,0 y 9,5 kg MS/100 kg de peso vivo animal, bajo un sistema de pastoreos intermitentes en primavera. En base a la información obtenida se pretendió desarrollar modelos de respuesta que sirvan de insumo a modelos de crecimiento y utilización de las pasturas.

1.1 Hipótesis

La estructura de la pastura es modificada por la intensidad de pastoreo

1.2 Objetivo general

Estudiar el efecto de las intensidades de pastoreo sobre la estructura de la pastura, aplicadas como diferentes OF en primavera, y hallar funciones de

respuestas que sirvan de insumo a modelos de crecimiento y utilización de las pasturas

1.3 Objetivos específicos

1.3.1 Determinar como influyen las intensidades de pastoreo, aplicadas como OF, en las variables estructurales y morfogenéticas de la pastura.

1.3.2. Determinar como las variaciones en las características estructurales afectan la acumulación de biomasa aérea.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El crecimiento de las pasturas depende de procesos morfogénicos, que están influenciados por condiciones ambientales (temperatura, disponibilidad de N, agua e intensidad de defoliación) y determinados genéticamente. Estos procesos comprenden las tasas de aparición, expansión, senescencia y descomposición de órganos, determinando los flujos de C y N entre los tejidos (Lemaire y Chapman, 1996).

La distribución y arreglo en el espacio de las diferentes partes de las plantas dentro de la comunidad, es decir la estructura de la pastura (Laca y Lemaire, 2000) depende pues de estos procesos. La estructura es definida por Norman y Campbell citados por Laca y Lemaire, (2000) como la cantidad y organización del material vegetal sobre el suelo.

2.1. Plasticidad fenotípica

Las pasturas perciben limitantes o cambios del ambiente y reaccionan a éstos; a su vez las pasturas modifican el ambiente. Esta continua interacción de las pasturas con las modificaciones micro ambientales son perturbadas por el pastoreo. La defoliación causa efectos directos en el funcionamiento de las plantas y efectos indirectos al modificar el microambiente (Lemaire, 2001). Por ejemplo la cantidad y calidad de la luz que llega a la base de la pastura es modificada por la defoliación determinando procesos fisiológicos (Gastal et al., 2004) que provocan cambios en la producción, persistencia, calidad y accesibilidad de la misma.

Las características estructurales de una planta en respuesta al ambiente y/o manejos del pastoreo sufren modificaciones progresivas y reversibles para restablecer el equilibrio entre demanda y suministro de recursos (Chapman y

Lemaire, 1993; Lemaire y Chapman, 1996). La posibilidad de adaptarse a los cambios es lo que se denomina plasticidad fenotípica.

El concepto de plasticidad difiere con la disciplina que lo estudia. Indica el grado de variación encontrada en caracteres que describen la forma de la planta o su función. La confusión se origina según Bell y Lechowicz (1994) porque:

1. La variación puede ser de plantas individuales que varían en el tiempo o variación intra específica de poblaciones separadas geográficamente.
2. Generalmente no se distinguen los componentes genéticos y ambientales de la variación fenotípica.
3. Y el concepto difiere sustancialmente según el propósito del estudio, las características, y la variación y escala temporal que se considera.

En este trabajo se aplica el concepto a los ajustes que hacen las plantas individuales durante su vida en su forma o funciones en respuesta a cambios en las condiciones ambientales, y por lo tanto hace referencia a la variabilidad fenotípica. Es descripta como un atributo de la población o de una especie, a pesar de que las medidas se realizan en plantas individuales (Bell y Lechowicz, 1994).

2.2. Estructura de las pasturas

Las combinaciones de las variables morfogenéticas elementales (tasa de elongación foliar, tasa de aparición de hojas y vida media de las hojas) explican las tres principales características estructurales de las pasturas: tamaño de hoja, densidad de macollos y hojas/macollo. Éstas últimas en su conjunto definen el IAF ($IAF = \text{área foliar/hoja} \times \text{número de hojas/macollo} \times \text{densidad de macollos}$) responsable de la intercepción de luz y por lo tanto de la producción de carbohidratos (Chapman y Lemaire 1993; Lemaire y Chapman 1996; Duru y Ducrocq 2000a; Agnusdei y Assuero 2004; Gastal et al. 2004).

El desarrollo de hojas y macollos son procesos pues que interactúan como determinantes de la captura de luz. Cuando el IAF es bajo, durante el establecimiento de una pastura o luego de una defoliación, el tamaño y la población de macollos son importantes (Matthew et al., 2001). A altos IAF, en cultivos densos, los procesos de crecimiento dependen de la intercepción de luz, fotosíntesis, respiración, muerte de hojas y raíces y menos del número de macollos (Matthew et al., 2001).

Los cuatro procesos primarios de crecimiento de las gramíneas (aparición de hojas, de macollos, de raíces y formación del verdadero tallo) se pueden dar en diferentes estados en el ciclo de vida de un fitómero. La sucesión de unidades de crecimientos o fitómeros ubicados por debajo del meristema apical determinan la estructura en segmentos de los macollos (Robson et al. 1988, Nelson 2000, Matthew et al. 2001). Nuevos fitómeros son introducidos al macollo y los viejos son eliminados determinando que la morfología del macollo sea dinámica, lo que origina cierta plasticidad (Matthew et al., 2001). Los macollos de *Lolium perenne* presentan instantáneamente aproximadamente 20 fitómeros: seis primordios de hoja, una hoja elongando dentro del pseudotallo, una hoja en elongación visible, tres hojas maduras y ocho fitómeros con raíces en diferentes estados de desarrollo (Yang et al., 1998).

Cada fitómero produce un primordio foliar y una yema axilar, pero si bien el primero da origen a una hoja, la probabilidad de que la yema axilar se desarrolle en un macollo es altamente variable (Matthew et al. 2001). La iniciación de la yema axilar ocurre en un momento muy estrecho del desarrollo de la vida del fitómero (Nelson, 2000), por lo que el control de la activación de las yemas axilares, proceso aún no comprendido totalmente (Murphy y Briske, 1992) es el principal medio de regulación del IAF (Matthew et al., 2000).

2.3. Densidad de macollos

La defoliación al remover el área foliar modifica la cantidad y calidad de la luz (aumenta la relación rojo/rojo lejano) que llega a la base de la pastura, respondiendo ésta a las señales lumínicas (Gastal et al., 2004) con un aumento en la densidad de macollos (Deregibus et al. 1983, Gautier et al. 1999). La tasa de macollaje, como ya se expresó, depende de la tasa de aparición de hojas ya que ésta determina el número de yemas axilares capaces de originar un macollo. La relación rojo/rojo lejano afecta principalmente el sitio de llenado, y la intensidad de la luz afecta la tasa de aparición de hojas (Gautier et al., 1999).

Por el contrario al acumularse la biomasa y alcanzar un IAF mayor a 1 las hojas comienzan a sombrearse. A consecuencia de que las hojas absorben la luz en forma diferencial según la longitud de ondas, cambia el espectro aumentando el rojo lejano y disminuyendo la luz azul, cambios que son captados por fotorreceptores de las plantas, provocando cambios en la distribución de C y morfología de las plantas (Lemaire, 2001). Al reducirse la relación rojo/rojo lejano que llega a la base de la pastura por sombreado del forraje acumulado verde en pastoreos menos intensos o frecuentes, se reduce el macollaje (Calsal et al. 1990, Gautier et al. 1999) lo que puede afectar la persistencia de la pastura (Fulkerson et al. 1993, Fulkerson 1994, Donaghy y Fulkerson 1997, 1998, 2002).

La densidad de macollos bajo pastoreos muy severos también puede disminuir (Bircham y Hodgson 1983; Fullkerson and Slack 1995; Fan et al. citados por Matthew et al. 2000;) al aumentar la muerte de macollos por una reducción de las reservas de carbohidratos (Fullkerson and Slack 1995; Bahmani et al. 2000), o por limitado enraizamiento (Bircham y Hodgson, 1983) o debido a otras razones.

El control del macollaje es pues complejo y requiere la consideración de muchos factores.

2.4. Tamaño de macollo

El tamaño del macollo depende del tamaño de las hojas y del número de hojas/macollo (Lemaire, 2001). Los cambios en la calidad de la luz también provocan variación en la longitud de las hojas y en su tasa de aparición (Skinner y Nelson 1995, Duru y Ducrocq 2000a, Matthew et al. 2000).

2.4.1. Número de hojas/macollo

El número de hojas por macollo está dado por la tasa de aparición de las hojas y la vida media de éstas. El *intervalo de aparición* de dos hojas sucesivas por encima de las vainas de las hojas anteriores depende de la longitud del pseudotallo y de *la tasa de expansión foliar* (Lemaire y Chapman 1996; Skinner y Nelson 1995). A medida que las plantas crecen o rebrotan la longitud del pseudotallo aumenta y por consiguiente la tasa de aparición de hojas disminuye. El intervalo de aparición de hojas expresado en grados días y relacionado a la longitud de vaina cambia según la estación, o sea que depende quizás de la radiación o longitud del día. Al aumentar la temperatura la tasa de aparición de hojas se incrementa más rápidamente que su tasa de expansión aumentando el número de hojas en crecimiento/macollo (Matthew et al., 2000).

La *vida media foliar* aumenta con la longitud del pseudotallo (Duru y Ducrocq, 2000a) estando pues la tasa de aparición de hojas y su longevidad relacionadas negativamente (Lemaire y Chapman 1996, Nelson 2000, Parsons y Chapman 2000) lo que lleva a que el número de hojas /macollo sea bastante constante (Skinner y Nelson 1994, Lemaire y Chapman 1996, Parsons y Chapman 2000, Agnusdei y Assuero 2004). Aunque bajos niveles de radiación fotosintéticamente activa y baja relación rojo/rojo lejano aceleran la senescencia

de las hojas, lo cual es una respuesta local no sistémica (Ballaré y Calsal, 2000).

2.4.2. Tamaño de hoja

La disminución en la tasa de aparición de hojas al aumentar la longitud del pseudotallo, es compensada por un aumento de la longitud final de la hoja (Matthew et al., 2000). Los macollos perciben cambios en la calidad de la luz antes que la cantidad de luz absorbida se reduzca, anticipándose así con cambios en la distribución del C, antes de que éstos sean limitantes (Ballaré et al. citado por Lemaire, 2001). La reducción en la luz azul al aumentar la longitud del pseudotallo, provoca un aumento en la tasa de expansión de las hojas y en su duración (Gautier y Varlet Grancher 1996, Duru y Ducrocq 2000a). Se ha observado que incisiones efectuadas en el pseudotallo que permitan la entrada de luz, reducen el tamaño de la hoja en formación (Casey et al., 1999). Dawson y Gastal no publicado citado por Matthew et al. (2001) observaron que la zona de crecimiento (multiplicación celular) de las hojas varía con la intensidad de la defoliación en *Lolium perenne* de 33 a 21 mm cuando se corta a 9 y 3 cm respectivamente. Por lo que la *duración del crecimiento de la hoja* aumenta a medida que las plantas rebrotan, correlacionándose positivamente con la longitud del pseudotallo cuando se expresa en grados días.

Esto determina que la tasa de crecimiento foliar por macollo no varíe demasiado (Matthew et al., 2000)

2.5. Relación tamaño/densidad de macollos

Con pastoreos intensos se obtiene una pastura con alta densidad de pequeños macollos de hojas pequeñas, ya que al reducir la longitud del pseudotallo por defoliación se reduce la longitud de las nuevas hojas (Skinner y Nelson, 1995). Las plantas se adaptan a la elevada pérdida foliar produciendo

área foliar fotosintéticamente activa a baja altura, como para minimizar la pérdida de hojas en defoliaciones subsiguientes (Briske, 1996). El escaso crecimiento foliar evita una alta competición por C y N entre hojas y macollos, permitiendo a éstos últimos desarrollarse (Lemaire, 2001)

Por otro lado altas tasas de expansión de hojas se asocian generalmente a altos pesos de macollos y a un aumento en la productividad pero a costo de una menor persistencia (Bahmani et al., 2000). La mayor longitud de hoja de los cultivares tetraploides (como el cultivar Horizon) se asocian con baja tasa de aparición foliar y reducido número de macollos comparado con los diploides (Matthew et al., 2001). Con un área foliar/macollo importante la muerte de macollos por sombreado (Hernández Garay et al., 1999) ocurre a menor densidad que en cultivares diploides.

Por lo tanto la relación es negativa entre densidad y tamaño de macollo (Grant et al. 1983; Davies 1988) hablándose de una compensación entre ambas variables con una pendiente de $-3/2$ a escala logarítmica en pasturas no defoliadas, la cual se asume se cumple bajo pastoreo (Davies 1988; Bircham y Hodgson 1983).

Pero la forma de relación entre tamaño y densidad de macollo asociados a diferentes alturas de pastoreos e inicialmente propuesta por Kays y Harper (1974), difiere con el IAF (el que varía sistemáticamente en pasturas defoliadas) y con la morfología del macollo (Matthew et al., 1995). O sea que estos mecanismos compensatorios ocurren cuando toda la luz ha sido interceptada, es el final de un proceso de competición por luz que impone una adaptación morfológica a las plantas (Lemaire, 2001).

Cuando se trabaja con densidades bajas (fase de establecimiento por ejemplo) y no hay competencia por luz, puede darse un aumento en la materia seca por un aumento del tamaño de los macollos y en la densidad de los mismos o sólo por aumento de la primer variable (Cullen et al.; 2005). Cullen et al. (2005) trabajando con *Phalaris aquatica* no encontraron diferencias en la

densidad de macollos entre sistemas de pastoreo al cabo de un año, si bien los macollos fueron mayores bajo pastoreo con carga rotativa (compiten mejor por luz al acumularse el forraje). Lo mismo hallaron Carlassare et al. (2003) trabajando con *Dactylis glomerata*.

A medida que el forraje se acumula luego de una defoliación el número de macollos puede aumentar tempranamente, pero luego disminuye. Aumenta la biomasa acumulada por un aumento en el tamaño de los macollos y un retraso en la muerte de éstos (Matthew et al., 1995) antes de darse el mecanismo de compensación. La vida media de los macollos es mayor a la de las hojas y por lo tanto los cambios en estos son más lentos (Sackville Hamilton et al. 1995; Hepp et al. 1996).

En pasturas altas, con mucho forraje acumulado, se puede alcanzar el límite de plasticidad del tamaño de los macollos ocurriendo una muerte acelerada de los macollos con una pendiente menor a la predicha. Existen limitaciones morfológicas a la tasa de producción de área foliar como la máxima expansión de área foliar por macollo y la densidad de éstos. La máxima expansión de área foliar por macollo depende del número de hojas que se expanden simultáneamente por macollo, de la tasa de expansión foliar y del ancho de la hoja (Matthew et al. 2001). A medida que se desarrolla la pastura las hojas comienzan a ser más largas pero aparecen más lentamente y por lo tanto la tasa de crecimiento foliar/macollo permanece generalmente constante (Duru y Ducrocq, 2000a). La longitud de la lámina al inicio del rebrote, aumenta proporcionalmente más que la longitud de la vaina (Matthew et al., 2000). La variación en el incremento del área foliar luego de una defoliación es en gran parte independiente de la intercepción de luz, estando determinada por la densidad de macollos, la tasa de elongación foliar y el área específica de las hojas (Matthew et al. 2001).

La variación en los resultados de la relación tamaño/densidad de macollos con la intensidad del pastoreo amerita su estudio. En nuestras

condiciones no se llegan a alcanzar los IAF óptimos citados en la literatura (recursos no limitantes) y las densidades de los macollos son sensiblemente menores a las de Reino Unido y Nueva Zelandia (Agnusdei y Assuero, 2004).

2.6. Carbohidratos de reserva

Si bien la competición por luz es un importante regulador del macollaje a través de la modificación de la calidad de luz, el suministro de C es el factor más importante en la sobrevivencia de los macollos (Bahmani et al., 2000). En *Lolium perenne* la prioridad en la distribución de los carbohidratos de reserva luego de una defoliación es el rebrote de hojas, luego el reinicio del crecimiento radicular y por último la aparición de nuevos macollos (Donaghy y Fulkerson, 1998).

El efecto inmediato de la defoliación es la reducción en el área foliar, y por lo tanto en la luz interceptada para captar C. Si es alta la proporción del área foliar removida, el suministro de C es muy bajo en comparación a la demanda para el crecimiento y mantenimiento, y puede ser negativo (Lemaire, 2001). Por lo que el área foliar aumenta luego de la defoliación no sólo por la tasa de producción neta de asimilatos sino también por las reservas ya existentes, las que son pues afectadas por ésta. Pero la movilización de las reservas ubicadas en las vainas de las hojas en *Lolium perenne* ocurre durante pocos días de rebrote (Parsons y Chapman, 2000). Morvan- Bertrand et al. (1999) observaron que el C fijado antes de la defoliación contribuyó en el crecimiento de las nuevas hojas en un 89 % después de dos días, 59 % después de seis días y 9 % después de 14 días.

Las raíces son también fuente de C y N para el crecimiento de las nuevas hojas (Volenc et al. 1996, Thornton y Millard 1997, Schnyder y de Visser 1999). Esto determina la posibilidad de que las raíces cesen su elongación y eventualmente mueran por disminución en el suministro de C. La

formación de raíces es más plástica que la de macollos, dado que por fitómero se forman en promedio dos raíces en *Lolium perenne* (Matthew et al., 2001).

Las defoliaciones pueden provocar una disminución en la absorción de nutrientes en el suelo. La tasa de expansión foliar de los primordios foliares es muy poco afectada por el suministro de C pero es normalmente limitada por N (Skinner y Nelson, 1995). Un recurso no puede ser considerado independiente de los otros. Naturalmente el CO₂ es continuamente renovado y no es un recurso limitante, pero su uso por la planta depende de la captación de luz. Dicho C asimilado no solo provee esqueletos carbonados para el crecimiento, sino también energía para el mantenimiento y activación de las funciones metabólicas, por lo que determina la habilidad del consumo de N y otros minerales (Lemaire, 2001). Esto significa que pequeñas diferencias en la intercepción de luz entre individuos determina que éstas se incrementen rápidamente por la inhabilidad de las plantas de satisfacer sus demandas de N para maximizar la expansión de las hojas (Lemaire, 2001). Existiendo pues interacción entre la captura de la luz y el consumo de N (Lemaire, 2001).

2.7. Condiciones ambientales y estado fenológico de la pastura

Estos procesos son dinámicos y las condiciones ambientales son una fuente de variabilidad importante, pudiendo determinar que el efecto del momento en que se pastorea incida más en la estructura de la pastura que el manejo aplicado (Carlassare y Karsten, 2003). Por ejemplo al avanzar la primavera la tasa de expansión de las hojas aumenta con la temperatura y con la radiación, por lo tanto aumenta su tamaño (Parsons, 1988). Estas hojas más grandes sustituyen a hojas senescentes más pequeñas (Gastal et al. 2004), hasta alcanzar una longitud constante. El aumento de la radiación implica la necesidad de mayor área foliar para interceptarla, aunque temperaturas

mayores a 21° C pueden afectar negativamente la tasa de expansión foliar en *Lolium perenne* (Langer, 1972).

La relación de la planta con el ambiente cambia con su estado fenológico, el cual afecta la tasa de expansión foliar. Durante el desarrollo reproductivo de la pastura el potencial fotosintético de las hojas individuales va aumentando, a pesar del aumento en el IAF, debido a los cambios en la estructura de la pastura. El alargamiento de los entrenudos permite una mejor distribución de la luz al desarrollarse las hojas jóvenes a mayor altura evitando el sombreado (Parsons, 1988). Además cambia la distribución de los fotosintatos en la planta (relación parte aérea/raíz) y las hojas de los macollos reproductivos tienen un área específica mayor (Parsons 1988, Chapman y Lemaire 1993). El tamaño de las hojas comienza a ser menor (por alargamiento de los entrenudos) afectándose más la longitud de las láminas que la de las vainas durante el estado reproductivo (Skinner y Nelson, 1995). Pueden decapitarse ápices meristemáticos y la velocidad del rebrote será menor al depender de macollos o tejidos no diferenciados (Chapman y Lemaire 1993). Los cortes menos intensos son los que permiten mayor expresión del desarrollo reproductivo (Parsons y Chapman, 2000).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Localización

El área experimental se localizó en la Estación Experimental Mario A. Cassinoni de la Facultad de Agronomía de la Universidad de la República Oriental del Uruguay, situada en el km 373 de la Ruta 3, departamento de Paysandú. Las coordenadas geográficas son latitud: 32°20'S; longitud: 58°20'W, a 61m sobre el nivel del mar.

3.2. Suelo

La pastura fue sembrada sobre un Brunosol eútrico típico háplico de la Unidad San Manuel de acuerdo a la clasificación de suelos del Uruguay (Altamirano et al., 1976).

3.3. Clima

El clima en esta zona del Uruguay según Santibáñez (1994) es templado supratermal estenotérmico y regular perhúmedo. Los datos climáticos (1961-1990) indican que la temperatura (T) media del mes más frío es de 11,7 °C, los grados días acumulados anualmente (T base 10 °C) son de 2883 °C, la amplitud térmica extrema anual (calculada como la diferencia entre la T máxima del mes más cálido y la T mínima del mes más frío) es de 24,6 °C; el régimen de lluvia es regular a través de todo el año y existe un período seco (Índice hídrico menor a uno calculado como el cociente entre la oferta y la demanda) de tres meses.

3.4. Período experimental

El estudio se realizó entre el 20 de setiembre y el 30 de noviembre de 2006.

3.5. Condiciones ambientales

Los datos meteorológicos -precipitaciones (pp), T y evaporación del tanque A- fueron obtenidos del Aeropuerto Chakling ubicado a menos de 3 km del lugar experimental. Se realizó un balance hídrico decádico para el período marzo-noviembre 2006 con la metodología de Thornthwaite y Mather (1955). Considerando una exploración radicular de 30 cm se calculó una lámina de 51,9 mm, en función de la granulometría, contenido de materia orgánica y densidad aparente del suelo. Se observa en la figura 1 que el agua disponible en el suelo fue disminuyendo a los pocos días de iniciados los pastoreos hasta un mínimo que coincidió con el segundo pastoreo evaluado (22 de octubre), luego del cual las precipitaciones acontecidas restauraron parcialmente el contenido de agua en el suelo.

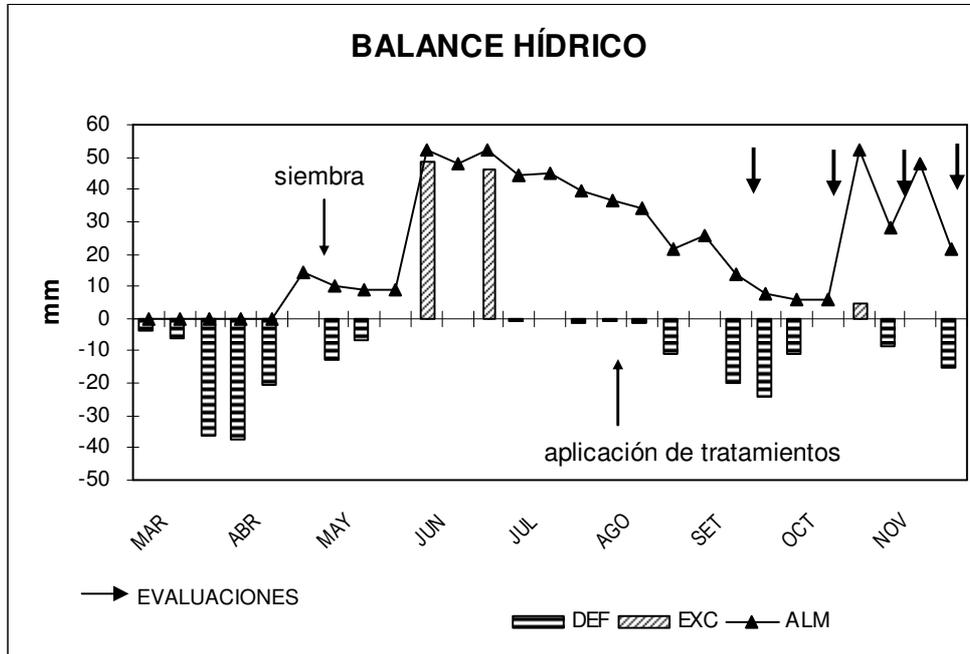


Figura 1. Balance hídrico para el sitio experimental, período marzo-noviembre 2006.

En el cuadro 1 se presentan las condiciones ambientales entre la siembra y el primer pastoreo y entre éste y los siguientes. Se estimó la lluvia cada 30 días con el objetivo de comparar los períodos (de diferente número de días) manifestándose así lo irregular de la cantidad de agua precipitada. Además de las pp registradas se presenta la T media, T máxima media, T mínima media y la T acumulada desde la siembra a la aplicación de los tratamientos, y entre este y los siguientes pastoreos. Se observa por los promedios de T máxima media, que en los tres últimos períodos las T pudieron afectar el crecimiento de *Lolium perenne*, dado que luego de una lluvia de al menos 10 mm la temperatura al día siguiente descendía generalmente en aproximadamente 10 °C en este período.

Cuadro 1. Precipitaciones, pp estimadas cada 30 días, T media, T máxima media, T mínima media y T acumulada desde la siembra al primer pastoreo y entre pastoreos.

Fechas	días	pp (mm)	pp/ 30días (mm)	Tmed (°C)	Tmáx (°C)	Tmín (°C)	$\sum T$ (°C)
30/4 – 5/8	97	230	72	14,6	18.7	9.0	1414
6/8 – 19/9	45	57	39	13,3	19.2	7.5	596
20/9 – 21/10	32	92	88	18,3	25.0	11.9	585
22/10 – 9/11	19	124	200	20,3	26.0	13.5	385
10 – 29/11	20	94	144	21,1	27.2	15.6	421

3.6. Material experimental

Se utilizó una pradera de *Lolium perenne* cv Horizon. La misma fue sembrada sin laboreo pos aplicación de un herbicida total, el 30 de abril de 2006 con *Trifolium repens* cv Zapicán y *Lotus corniculatus* cv San Gabriel. Las densidades de siembra fueron 15, 2 y 8 kg de semilla/ha respectivamente. La gramínea se sembró en línea a 17cm. Se fertilizó a la siembra con 100 kg de 18-46-0/ha y el 30 de mayo se agregó 50 kg de 46-0-0/ha. El 3 de junio se aplicó 350 cc de Preside/ha para controlar las malezas existentes.

La frecuencia de leguminosas y malezas durante el período abarcado por este estudio fue ínfima. Por eso cuando se hace referencia a la pastura, su biomasa, el forraje disponible, etc. se está aludiendo a la única especie presente: *Lolium perenne*.

3.7. Tratamientos

Consistieron en cuatro OF: 2,0; 4,5; 7,0 y 9,5 kg de MS/100 kg del peso vivo animal. Los tratamientos se aplicaron el 6 de agosto, 20 de setiembre, 22 de octubre, 10 de noviembre y 30 de noviembre, evaluándose los últimos cuatro

pastoreos. En las figuras las funciones se representan según fecha con las siguientes líneas: _____ 20 de setiembre

----- 22 de octubre

_____ 10 de noviembre

..... 30 de noviembre

3.8. Diseño experimental

Los tratamientos se aplicaron completamente al azar, con dos repeticiones en cada área. Se utilizaron ocho parcelas de diferente superficie según tratamientos.

3.9. Análisis estadístico

Para analizar los datos obtenidos fueron utilizadas técnicas de regresión y de análisis de varianza, con medidas repetidas en el tiempo.

Se ajustaron modelos de regresión lineales y cuadráticos para cada fecha entre las OF y las variables estudiadas, comparándose las funciones resultantes. En el caso en que las funciones no eran estadísticamente diferentes, se ajustó una función general para el período. Pero de todas formas se presentan gráficamente las funciones por fecha aunque no difieran entre sí.

En todos los casos se estudió el comportamiento de los errores para los modelos ajustados, mediante técnicas de diagnóstico gráficas y numéricas.

El criterio de significación utilizado en los ajustes de modelos de regresión fue de 10 %.

En los casos en que no existió un ajuste significativo de los modelos antecedentes, fue realizado un estudio de medias de tratamientos por fechas, considerando medidas repetidas en el tiempo. Este modelo consideró la posible

heterogeneidad de varianzas en el tiempo corrigiendo los datos por la matriz de auto correlación temporal UN (SAS 8.1).

El modelo usado fue

$$Y_{ijkl} = \mu + A_j + \xi_{il} + MM_k + (MM \times A)_{jk} + \epsilon_{ijkl}$$

Donde:

Y_{ijkl} es la variable

μ es la media poblacional

A_j es el efecto de la asignación de forraje por animal

ξ_{il} es el error de la asignación de forraje

MM_k es el efecto del período transcurrido entre las mediciones (momento de medición)

$(MM \times A)_{jk}$ es la interacción entre momento de medición y asignación

ϵ_{ijkl} es el error experimental, en el cual se modeló la autocorrelación existente entre las unidades medidas en diferentes momentos.

Las medias de los efectos significativos fueron separadas usando el test de Tukey ($P < 0,05$).

3.10. Conducción del experimento

El pastoreo se inició el 6 de agosto con dos grupos de novillos (de 250 y 350 kg de peso vivo). Se utilizaron seis animales tester fijos (tres de cada grupo) en cada asignación, más volantes para ajustar la misma. Las parcelas variaban de tamaño manteniendo similar densidad animal entre tratamientos. El cálculo para cada asignación del área de la franja diaria a pastorear se realizaba en base al forraje disponible al inicio de cada ciclo de pastoreo. Al terminar de pastorear ingresaban a otra área similar, y luego de pastorear las tres áreas existentes los animales volvían a la primera, que fue la evaluada en este trabajo. La conducción del experimento fue realizada por García et al. (2008). El

manejo de los animales se realizó de acuerdo a las regulaciones establecidas por la ordenanza sobre uso de animales en experimentación, docencia e investigación universitaria (Universidad de la República Oriental del Uruguay).

3.11. Determinaciones

3.11.1. Muestreo

Previo a cada pastoreo se extraían tres muestras de la pastura por parcela. Las muestras consistían en un pan de tierra de 20 cm x 17 cm y de 10 cm de profundidad, ubicadas con la línea de siembra del raigras al medio y a lo largo de los 20 cm. Antes de la extracción de cada muestra se medía la altura del follaje (altura superior sin perturbar la pastura) con una regla (cinco puntos en diagonal por muestra). En el laboratorio se acondicionaban eliminando la tierra y lavando las raíces, y se colocaban en bolsas de nylon las que eran mantenidas en cámara (a $4,0 \pm 1,5$ °C con 8 h de luz y 16 h de oscuridad) hasta su procesamiento.

Después de cada pastoreo se medía con regla la altura del forraje remanente (tres a cinco puntos/muestra) en cinco muestras por parcela de 20 cm x 17 cm de superficie, cosechándose luego el forraje de cada muestra con tijera de aro (de esquilar) al ras del suelo.

3.11.2. Variables

En cada muestra pre pastoreo se contabilizaba el número de plantas, eliminándose las raíces con una tijera, y contando el número de macollos presentes por planta. Los macollos se clasificaban subjetivamente en dos categorías, grandes y pequeños, en función del diámetro de los mismos. Se determinaba el peso de la biomasa aérea de cada conjunto y el número de

macollos que lo componía. Se extraía una submuestra de los macollos grandes (aproximadamente el 65 % en peso fresco del total) y otra de los macollos pequeños (90 % en peso fresco del total de la muestra). En cada submuestra se determinaba: peso y número de láminas expandidas, peso y número de láminas en expansión, peso y número de pseudotallos y peso de material muerto (restos secos). Estos componentes se colocaban en estufa de aire forzado a menos de 60 °C hasta peso constante y se pesaban nuevamente.

Se medía con una regla el largo del pseudotallo (macollos compuestos sólo por vainas, sin láminas) en 20 macollos grandes y en 20 macollos pequeños.

En las muestras del forraje remanente al pastoreo se determinaba el peso de la biomasa aérea total y el número de macollos. Se separaba manualmente en láminas, pseudotallos y material muerto, fracciones que se secaban en estufa de aire forzado hasta peso constante registrándose su peso. También se medía con una regla el largo del pseudotallo remanente en al menos 20 macollos/muestra.

Pseudotallo se denomina al tallo aparente de un macollo constituido por las vainas foliares densamente superpuestas. Incluye a los fitómeros de dicho macollo.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. DENSIDAD DE MACOLLOS Y SU COMPOSICIÓN. RELACIÓN CON EL TAMAÑO DE MACOLLOS

4.1.1. Densidad de macollos

La densidad de macollos es el producto de la densidad de plantas por el número de macollos por planta. La densidad de macollos promedio en el período fue de 3232 ± 861 macollos/m².

Altas tasas de macollaje se dan bajo condiciones ambientales favorables (Robson et al., 1988) si la biomasa aérea no produce sombreado en la base de la pastura (Parsons, 1988). Pero de todas formas la variación en el número de macollos es un proceso lento, principalmente si hay deficiencia de N (Langer 1972, Duru y Ducrocq 2000b). Además las diferencias en densidad se dan muy temprano en el desarrollo y se mantienen después en el tiempo, ya que la inhibición temprana en el desarrollo de la expresión de un macollo puede influenciar el macollaje en todo el período de crecimiento (Skinner y Nelson, 1994). Hume y Brock (1997) comparando pastoreo con carga continua con ovinos y vacunos vs carga rotativa con vacas lecheras no hallaron diferencias significativas, al cabo de un año, en la densidad de macollos (2090 y 1900 macollos/m² respectivamente) en una pastura de *Lolium perenne* de 6 a 7 años de edad.

En este trabajo los tratamientos fueron aplicados luego de dejar acumular forraje durante 98 días pos siembra. La capacidad de adaptación de la estructura de la pastura puede resultar ser perjudicial si hay cambios en el manejo (Parsons y Chapman, 2000). Si la pastura desarrolla una estructura adaptada a sostener una alta biomasa (baja densidad de macollos de gran

tamaño) por estar sin pastoreo mucho tiempo, al ser luego pastoreada en forma severa a bajo IAF puede verse limitado su crecimiento (Parsons y Chapman, 2000) por reducido número de meristemas por área.

Luego de dos pastoreos (figura 2), se encontró una relación funcional de la densidad de macollos con las OF. El ajuste en los tres últimos muestreos fue lineal ($P < 0,001$; $r^2 = 0,76$) indicando un incremento de 209 macollos/m² por cada 1 % de aumento en la OF, a partir de 1821 macollos/m².

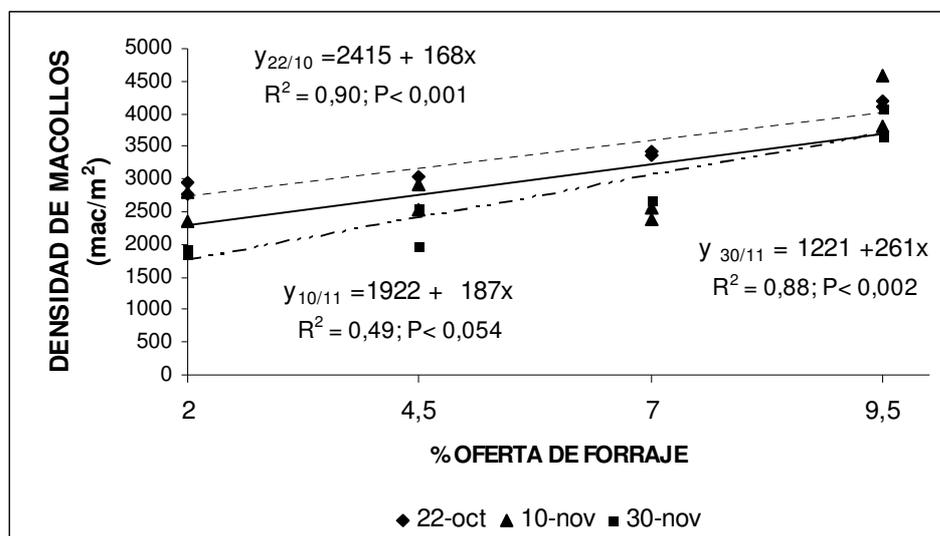


Figura 2. Relaciones entre densidad de macollos (macollos/m²) y OF según fecha (22/10, 10/11 y 30/11).

Al analizar individualmente cada momento, si bien no existen diferencias estadísticamente significativas entre sí, se observa que con el transcurrir del experimento fue disminuyendo la densidad de macollos ($P < 0,0001$) y el aumento en el número de macollos por cada incremento en la OF fue mayor, indicando una intensificación del efecto de los tratamientos sobre la densidad de macollos.

La dinámica de los macollos es función de la tasa de aparición y de la tasa de muerte, tasas que difieren con el manejo y la estación (Hernández Garay et al. 1997b). La tasa de aparición disminuye a medida que el IAF aumenta (Lemaire y Chapman, 1996) ya que la base de la planta rápidamente es sombreada disminuyendo la relación rojo/rojo lejano (Calsal et al. 1990). Esta señal es captada por la planta en forma local (Ballaré y Calsal, 2000) antes que exista una reducción en los fotosintatos o en la radiación fotosintéticamente activa interceptada o disponible (Calsal et al. 1990). El pastoreo modifica la cantidad y calidad de la luz que llega a la base de la pastura. A mayor intensidad del pastoreo, menor sombreado, aumenta la relación rojo/rojo lejano y las plantas responden con un aumento en la densidad de macollos (Deregibus et al. 1983, Gautier et al. 1999, Mathew et al. 2000, Gastal et al. 2004).

Pero si bien la competición por luz es un importante regulador del macollaje a través de la modificación de la calidad de luz, el hecho de determinarse un aumento en la densidad de macollos con la OF indicaría que este factor no fue el determinante. En este sentido, ha sido demostrado que el suministro de C es el factor más importante en la sobrevivencia de los macollos (Bahmani et al., 2000). En *Lolium perenne* la prioridad en la distribución de los carbohidratos de reserva luego de una defoliación es el rebrote de hojas, luego el reinicio del crecimiento radicular y por último la aparición de nuevos macollos (Donaghy y Fulkerson, 1998).

En este trabajo el estrés impuesto a las plantas por los pastoreos más intensos determinó un balance negativo entre aparición y muerte de macollos (Langer, 1972). La densidad al 30 de noviembre, relativa a la densidad del 20 de setiembre, fue de 47 y 51 % en 2,0 % y 4,5 % de OF respectivamente, siendo significativo ($P < 0,0001$) el descenso en el número de macollos en el tiempo en estos dos tratamientos.

Berone et al. (2008) reportan una menor tasa de producción de macollos en *Lolium perenne* con altas frecuencias de pastoreo. El macollaje está muy relacionado con los carbohidratos de reserva de las plantas (Fulkerson y Donaghy, 2001). Éstas son “movilizadas” temprano en la primavera (Parsons y Chapman, 2000), disminuyendo por el rápido crecimiento y alta tasa de respiración de la pastura al aumentar la temperatura (Mathew et al., 2000). En una pastura “abierta” (cuando altos niveles de radiación llegan a la base de la pastura) los fotosintatos producidos y el efecto de la luz estimulan el inicio del macollaje, al igual que altos contenido de carbohidratos de reservas en el forraje remanente de pasturas bien manejadas (Fulkerson y Slack 1994, 1995, Fulkerson y Donaghy 2001). Pero la aparición de nuevos macollos se retarda más si los carbohidratos solubles de reserva son bajos (Donaghy y Fulkerson, 1998), lo que sucede al aumentar la intensidad de defoliación y disminuir el forraje remanente (Grant et al., 1981). Por lo que el proceso de macollaje es complejo y requiere de la consideración de muchos factores (Agnusdei y Assuero, 2004).

Además la mortalidad de macollos es mayor en pasturas de *Lolium perenne* defoliadas a 2,5 cm vs 5,0 cm cuando el intervalo entre defoliaciones es reducido (Fulkerson 1994; Fan et al. citado por Mathew et al. 2000). La muerte de macollos puede ocurrir en jóvenes macollos por inanición de C, incluso antes de emerger (Lemaire y Chapman, 1996).

En las mayores OF hubo mayor reposición (quizás por la menor competencia por energía con la producción de láminas) y/o mayor sobrevivencia de macollos (Donaghy y Fulkerson, 1998), determinando la inexistencia de cambios significativos en el número de macollos en el período estudiado, lo que indicaría, que bajo dichos manejos, la persistencia de estas pasturas no se afectó.

Según Mathew et al. (2000) en pastoreos intermitentes si el IAF techo morfológico es menor que IAF techo ambiental la muerte o raleo de macollos

no ocurre y nuevos macollos pueden aparecer. Es decir, la adaptación morfológica ocurre cuando toda la luz ha sido interceptada, es el final de un proceso de competición por luz. La respuesta lineal detectada en este trabajo puede indicar la falta de competencia por luz o al menos que no fue este factor la principal causa de competencia.

El estado de desarrollo de los macollos también afecta el balance entre la aparición y muerte de éstos. Hernández Garay et al. (1997b) observaron que la disminución en la densidad de macollos en *Lolium perenne* durante la fase reproductiva, fue mayor en la pastura que estuvo cerrada más tiempo.

El 10 de noviembre en los tratamientos de 2,0 y 4,5 % de OF la manifestación del pasaje al estado reproductivo era incipiente (número y peso de espiguillas). El máximo de floración se dio en dicha fecha en el tratamiento de 7,0 % de OF, que fue el que presentó menor densidad de macollos (2480 ± 125 macollos/m²). Los manejos más aliviados permiten una mayor expresión del desarrollo reproductivo (Hernández Garay et al. 1997b, Parsons y Chapman 2000) siendo el macollaje normalmente interrumpido cuando las plantas comienzan a alargar los entrenudos (Jewiss 1972, Hodgson, 1990) por influencias hormonales (Clifford, 1977) o por competición por los asimilatos (Colvill y Marshall, 1981) hasta que el tallo reproductivo es cortado o muere (Hernández Garay et al. 1997b). La distribución interna de los carbohidratos se modifica por la dominancia apical de los macollos que pasan al estado reproductivo, determinando que gran parte del C fijado sea gastado en la elongación del tallo y una menor proporción de fotosintatos sea distribuido a las otras macollas o hacia las raíces (Ong et al. 1978, Parsons y Chapman 2000), ocurriendo muerte de macollos que no han desarrollado su sistema radicular (Langer, 1972).

Muchos ápices de crecimiento pudieron ser removidos en el pastoreo anterior debido a la encañazón en este tratamiento (Jones et al. 1982, Gold y Caldwell 1989, Skinner y Nelson 1994, Lemaire y Chapman 1996). Hernández

Garay et al. (1997b) observaron que la muerte de macollos reproductivos al reiniciarse el pastoreo fue mayor en las pasturas que habían sido cerradas. El rebrote luego de la remoción de los macollos reproductivos depende de los carbohidratos disponibles en el forraje remanente (Fulkerson y Donaghy, 2001) y de las yemas axilares basales y quiescentes (Gold y Caldwell, 1989) que dan origen a nuevos macollos pero a través de un proceso más lento (Jewiss 1972, Richard y Caldwell, 1985).

Los procesos ocurridos se analizan mejor al estudiar las variaciones en la densidad de macollos según su tamaño. Existieron diferencias en el comportamiento de cada categoría de macollos (grandes y pequeños), si bien ambos aumentaron al aumentar la OF.

4.1.2. Estructura de la población de macollos

4.1.2.1. Densidad de macollos pequeños

La producción de nuevos macollos es un proceso intermitente que puede ser disparado por la defoliación y la consecuente mejora de las condiciones lumínicas en la base de la pastura (Hodgson, 1990). A su vez el tamaño de la hoja está fuertemente correlacionada al tamaño del macollo en que se origina (Hodgson, 1990) por lo que una menor competencia por carbohidratos entre hojas en desarrollo y macollos, favorecería la formación de un mayor número de macollos en los pastoreos más intensos (Brock y Hay, 1993). Esto se manifestó en los primeros pastoreos a altas intensidades (figura 3). La densidad de macollos pequeños inicialmente tendió a aumentar en 2,0 y 4,5 % de OF pero estos macollos no sobrevivieron posteriormente. Frente a condiciones poco propicias los macollos de menor tamaño son sacrificados para asegurar la sobrevivencia de los mayores (Kays y Harper 1974, Ong 1978), ya que en una población de macollos de diferentes tamaños, los más pequeños son los menos competitivos por los recursos: agua, luz, nutrientes minerales y espacio para

adquirirlos (Hodgson, 1990). Seguramente los fotosintatos almacenados en las plantas fueron disminuyendo en los tratamientos más intensos. Una vez que las demandas de la planta de respiración y mantenimiento son satisfechas los carbohidratos se reservan para el rebrote (Fulkerson y Donaghy, 2001). Pero a mayor intensidad de defoliación el gasto de estas reservas en el rebrote es mayor y la reposición de las reservas es más lenta (Grant et al., 1981).

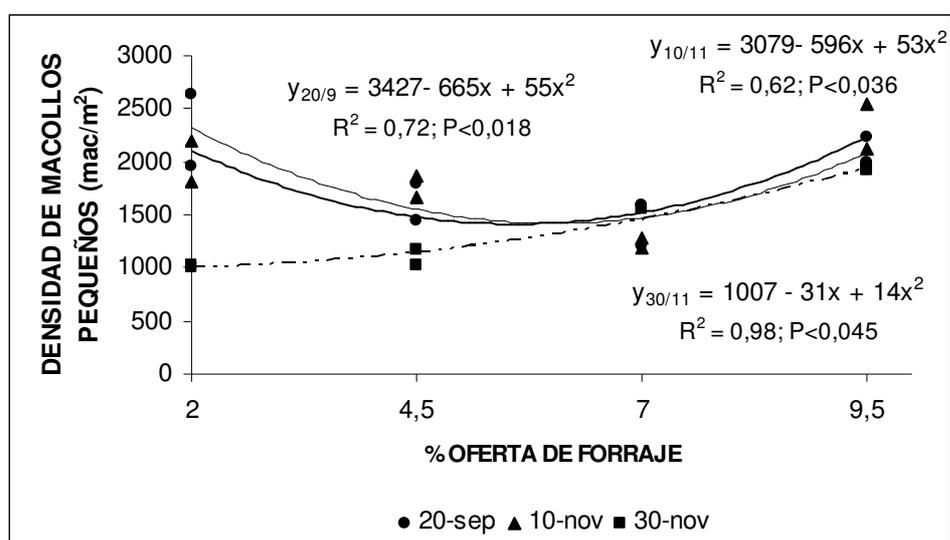


Figura 3. Relaciones entre densidad de macollos pequeños (macollos/m²) y OF según fecha (20/9, 10/11 y 30/11).

Bircham y Hodgson (1983) determinaron que la tasa de pérdida de macollos es mayor en pasturas con menos de 700 kg MO/ha de biomasa aérea acumulada. En las OF de 2,0 y 4,5 % el promedio del forraje residual –a la salida de los animales- en el período fue de 320±196 kg MS/ha y 1058±236 kg MS/ha respectivamente. Los macollos hijos tienen menor prioridad que los parentales en la distribución de carbohidratos bajo defoliación severa y por lo tanto son más sensibles al estrés (Donaghy y Fulkerson, 1998). Ong (1978) trabajando con *Lolium perenne* encontró que las plantas con un alto número de pequeños macollos (menor a 10 mg MS) son las que presentaron pérdida de

éstos por muerte. Los macollos se independizan de la importación de asimilatos cuando tienen un peso aproximado de 50 mg MS, aunque comienzan a depender más de su capacidad asimilatoria a partir de los 25 mg MS (Colvill y Marshall, 1981). La menor sobrevivencia de los macollos pequeños (Ong 1978, Hodgson 1990) en las menores OF, se manifestó en este trabajo al reiterar los pastoreos, debido también quizás a que el intervalo entre pastoreos fue disminuyendo.

Este proceso se refleja en la evolución en el tiempo del número de macollos pequeños en las dos menores OF ($P < 0,0014$) manifestando una mayor variabilidad en el tiempo.

4.1.2.2 - Densidad de macollos grandes

El número de macollos grandes presentó ajuste lineal con las OF (figura 4). El efecto del pastoreo en la densidad de macollos grandes se manifestó más tardíamente. La relación fue N° macollos grandes/m² = 624 + 116 OF para el promedio del período ($P < 0,0001$; $r^2 = 0,55$). Con alta intensidad y/o frecuencia de pastoreo el rebrote es más lento (Wilson y Robson, 1970) y costoso, pues las plantas deben recomponer su aparato foliar a partir de menor área foliar remanente y de meristemas menos diferenciados (Richard y Caldwell 1985, Briske 1986, Briske 1991) y con menor cantidad de reservas -acumuladas éstas principalmente en la base de los macollos contra el suelo- (Grant et al. 1981, Fulkerson y Slack 1994, 1995, Lee et al. 2008). Al ser menores las tasas de crecimiento bajo estos manejos (Fulkerson y Slack 1994, 1995, Donaghy y Fulkerson 1998, Lee et al. 2008), menor número de macollos llegan a ser clasificados como “grandes”.

Berone et al. (2008) encontraron que luego de la defoliación hay un tiempo antes de aparecer nuevos macollos, que tiende a ser mayor en los tratamientos más estresantes. Para Donaghy y Fulkerson (1998) fue de hasta 10 días la diferencia en el tiempo de iniciación de macollos hijos en *Lolium*

perenne, según la frecuencia de defoliación aplicada. El número de días está significativamente relacionado al contenido de carbohidratos solubles en el forraje remanente a la defoliación (Donaghy y Fulkerson, 1998), el que afecta también la proporción de “sitios llenos” modificando la tasa relativa de macollaje (Berone et al., 2008).

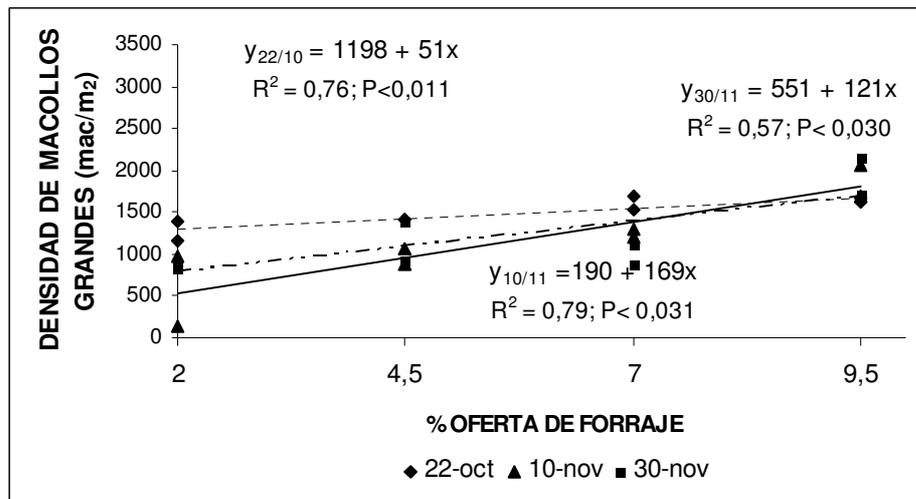


Figura 4. Relaciones entre densidad de macollos grandes (macollos/m²) y OF según fecha (22/10,10/11 y 30/11).

Si bien las relaciones obtenidas con las OF no difirieron entre fechas, el efecto de las OF en la densidad de macollos grandes fue mayor a principios de noviembre, lo que coincidió con el momento de máximo desarrollo reproductivo.

4.1.3. Densidad de plantas

La metodología utilizada para estimar la densidad de plantas puede inducir a imprecisiones en su determinación, pues con la muerte de los viejos entrenudos de los macollos, la planta puede fragmentarse en más de una unidad perdiéndose la identidad original (Parsons y Chapman, 2000).

El número de plantas promedio del período experimental fue de 634 ± 170 plantas/m². No se detectó efecto de las OF en la densidad de plantas en las dos primeras fechas de medición. A partir de noviembre el número de plantas/m² disminuyó con la intensidad del pastoreo (N° plantas/m² = $356 + 49$ OF); $P < 0,0006$, $r^2 = 0,88$) y esta reducción se incrementó al pastoreo siguiente (N° plantas/m² = $182 + 60$ OF; $P < 0,011$, $r^2 = 0,68$). El ajuste ($r^2 = 0,84$) fue lineal y significativo ($P < 0,0001$) para el promedio de ambos pastoreos (N° plantas/m² = $270 + 58$ OF), implicando la desaparición de 58 plantas/m², que representa el 9 % de la densidad promedio, por cada reducción en 1 % en la OF.

Los valores relativos de descenso del número de plantas al final del período experimental (30 de noviembre) con respecto al 20 de setiembre (cuadro 2) fueron similares a la variación relativa en el número de macollos/m². La muerte de plantas provocada por los pastoreos intensos se manifestó con posterioridad a la disminución en la densidad de macollos. Debido a las conexiones vasculares entre fitómeros (Jewis 1972) las raíces individuales pueden vivir un poco más que los macollos a los que están unidos (Mathew et al., 2000). El recambio de las raíces es más lento y gradual (Yang et al., 1998).

El crecimiento radicular luego de la defoliación cesa (Langer 1972, Fulkerson y Slack 1994) pues la planta prioriza el desarrollo de su capacidad fotosintética (hojas) frente al crecimiento radicular (Donaghy y Fulkerson 1998, Fulkerson y Donaghy 2001). Donaghy y Fulkerson (1998) determinaron que en *Lolium perenne* este período de cese del crecimiento radicular, es más prolongado bajo pastoreos más severos. Una intensidad de corte a 2 cm cada vez que se expande una nueva hoja, provoca que aproximadamente la mitad de las raíces no sobrevivan en los primeros 10 días de rebrote. Similar resultado obtuvo Fulkerson (1994) con elevadísima muerte de plantas defoliadas a altas frecuencias, siendo mayor cuando la altura de corte fue de 2 cm vs 5 cm. La intensidad del corte disminuye el contenido de carbohidratos en el rastrojo

(Wilson y Robson 1970; Lee et al. 2008), y bajos niveles de éstos determinan un escaso rebrote de hojas y raíces, afectando la persistencia de la pastura (Fulkerson y Slack 1993, Fulkerson 1994, Donaghy y Fulkerson 1997,1998, 2002). La disminución en el número de plantas en los tratamientos más intensos, pudo deberse a que la masa radicular fue disminuida (Hernández Garay et al 2000, Fulkerson y Donaghy 2001; Fulkerson et al.1994, Lee et al. 2008) debido a bajos niveles de carbohidratos de reserva (Fulkerson 1994; Donaghy y Fulkerson 2002) lo que afecta la sobrevivencia de las plantas frente a deficiencias hídricas y/o nutritivas del suelo (Fulkerson y Donaghy 2001, Donaghy y Fulkerson 2002; Lee et al. 2008) u otros factores ambientales adversos. La interdependencia de la raíz y la parte aérea (Grime, 1994) determina que la biomasa radicular en pastoreos más intensos sea menor (Russell, 1977) aumentando la relación parte aérea/raíz con la defoliación (Cullen et al., 2006b) al modificarse la distribución de C para reestablecer el área foliar (Cullen et al., 2006a). La mayor relación biomasa radicular/biomasa aérea fue lograda en esta especie con pastoreos a 8 cm de altura cuando se evaluó durante cinco meses intensidades de corte de 2 a 16 cm (Hernández Garay et al., 2000).

Cuadro 2. Densidad de plantas (plantas/m²) promedio de todas las OF según fecha y proporción de plantas (%) según la densidad de plantas al 20/9 de cada OF, por OF y fecha

FECHA	Promedio(pl/m ²)	%plantas (100=plantas al 20/9)			
		9,5%OF	7,0%OF	4,5%OF	2,0%OF
20/9	706A	100	100	100	100
22/10	671AB	128,9	84,6	93,3	76,0
10/11	644AB	124,4	94,2	86,7	62,0
30/11	526B	124,4	65,4	64,4	48,0
Promedio (pl/m²)	634±170	792a	656ab	569b	521b

Distintas letras mayúsculas indican diferencias significativas (P<0,05) entre fechas de pastoreos para el promedio de todas las OF. Diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas (P<0,05) entre OF para el promedio de todo el período experimental

4.1.4. Número de macollos/planta

En el promedio del período, el número de macollos/planta fue de $5,39 \pm 0,97$ (cuadro 3). Se considera bajo si se compara con los obtenidos en invernáculo por Fulkerson (1994), Donaghy y Fulkerson (1997), (1998), con dicha especie: 25, 30 y 31 macollos/planta respectivamente. Pero la densidad de plantas en estos trabajos fue considerablemente menor a la obtenida aquí (117, 96 y 100 plantas/m² respectivamente vs 634 plantas/m²) lo que podría estar indicando la ocurrencia de mecanismos de compensación (Jewiss, 1972). Pero dada la posibilidad natural de fragmentación de la planta original, que depende del pastoreo y la estación del año (Hume y Brock, 1997) este indicador del proceso de macollaje tiene limitaciones. Para estos autores el promedio de plantas de *Lolium perenne* en pasturas bajo pastoreo con carga continua y carga rotativa fue de 465 plantas/m², valor más próximo al de este trabajo. Bajo condiciones reales de manejo en el campo *Lolium perenne* presenta cuatro a cinco macollos promedio/planta según sea manejado con pastoreo continuo o rotativo respectivamente (Brock y Fletcher 1993, Brock y Hay 1993). Las plantas de raigras se fragmentan continuamente por efecto del pastoreo, originando agregaciones de plantas en matas con efectos en la supervivencia de las mismas (Brock y Fletcher 1993, Brock y Hay 1993). Las plantas pequeñas con uno a tres macollos constituyen el 48 % de la población de plantas de *Lolium perenne* pero aportan sólo el 22 % de los macollos indicando la alta variación existente en el número de macollos por planta (Brock y Fletcher, 1993)

El número de macollos/planta al final del período (30 de noviembre) fue afectado por los manejos aplicados. Ajustó ($r^2=0,75$) una función lineal (N° macollos/planta = $5,91 - 0,20 \text{ OF}$) significativa ($P < 0,011$), mostrando un mecanismo de compensación: las pasturas con menor cantidad de plantas

desarrollaron un mayor número de macollas/planta (Jewiss, 1972). Altas densidades de plantas presentan menor número de macollos/planta por reducción de la relación rojo/rojo lejano en la base de éstas, aún sin existir indicios de competición por luz (Calsal et al. 1990; Gibson et al. 1992).

Pero el 10 de noviembre la relación ($r^2=0,63$; $P<0,048$) entre macollos/planta y las OF fue cuadrática (N° macollos/planta = $8,08 - 1,32 \text{ OF} + 0,105 \text{ OF}^2$) con un mínimo de macollos/planta en la OF de 7,0 %. Esto, como ya fue mencionado, coincide con una alta proporción de macollos reproductivos, lo que implica una menor tolerancia al pastoreo (Briske, 1986), manifestándose en una disminución en el número de macollos/planta. La variación en el tamaño de los macollos en una planta es mayor durante la floración, los macollos jóvenes y pequeños reciben menos carbohidratos al modificarse la prioridad de las fosas, siendo pues más sensibles al estrés ambiental ocurriendo la muerte de muchos de ellos (Langer 1972, Hodgson 1990). Esta OF presentó siempre una menor proporción de macollos pequeños, indicando menor reposición de macollos. También pudo ser ocasionado en parte por una mayor fragmentación de la planta, al desaparecer las conexiones orgánicas entre los macollos (Hume y Brock 1997, Parsons y Chapman 2000).

Cuadro 3. Número de macollos/planta según OF y fecha, promedio de todas las OF por fecha y promedio de todas las fechas para cada OF.

FECHA	Número de macollos/planta				Promedio (mac/planta)
	9,5%OF	7,0%OF	4,5%OF	2,0%OF	
20/9	6,75	4,54	6,57	5,6	5,87
22/10	5,24	5,42	6,22	5,38	5,57
10/11	5,19ab	3,51b	4,91ab	6,15a	4,94
30/11	4,75	4,38	5,63	6,08	5,21
Promedio (mac/planta)	5,48A	4,46B	5,83A	5,80A	5,39±0,97

Distintas letras mayúsculas indican diferencias significativas ($P<0,05$) entre OF para el promedio de todas las fechas. Diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas ($P<0,05$) entre OF para el 10/11

4.1.5. Peso de macollo

La variación en el tamaño de los macollos debida a la intensidad del pastoreo ocurrió antes que la variación en la densidad de éstos. A nivel de las plantas se distingue dos tipos de respuestas a la defoliación: una aclimatación fisiológica a corto plazo a la reducción en el suministro de carbohidratos y una adaptación morfológica a mayor plazo (Lemaire y Chapman, 1996). El peso de un macollo vegetativo depende del número y tamaño de las hojas. El número de hojas formadas determina la tasa potencial de aparición de macollos, siendo la vida promedio de un macollo de raigras perenne de 100 días, mientras que la tasa de aparición de una hoja es de 13 días (Matthew et al., 2000). Esto determina que los cambios en el número de macollos sean más lentos que el efecto del pastoreo en el crecimiento y senescencia de las hojas (Hepp et al., 1996). Brock y Fletcher (1993) comparando un manejo rotativo (intenso y menos frecuente) con uno continuo (más frecuente y menos intenso) encontraron poco efecto en el número de macollos y hojas por planta, pero si grandes diferencias en el peso seco de las láminas y vainas, que determinaron plantas más pesadas y con macollos más grandes bajo el pastoreo con carga rotativa (Hume y Brock, 1997).

El peso seco de cada macollo fue en el promedio del período de $82,3 \pm 43,2$ mg.

Al inicio (20 de setiembre) el peso seco promedio de cada macollo fue significativamente ($P < 0,0001$) mayor ($130,4 \pm 43,9$ mg vs $65,5 \pm 28,3$ mg) que en las siguientes fechas, ajustando con las OF una función cuadrática (figura 5). En los tratamientos aliviados la acumulación de forraje era alta y seguramente ya se interceptaba toda la luz incidente (ya se había alcanzado el IAF crítico) (Hodgson 1990, Parson y Chapman 2000). A mayor biomasa la pérdida de carbohidratos por respiración es mayor (Parsons 1988, Fulkerson y Donaghy 2001), aumenta la tasa de senescencia y la fotosíntesis bruta puede disminuir al

reducirse la capacidad fotosintética de hojas desarrolladas en ambientes más sombríos, lo que determina menores tasas netas de asimilación de C, e incluso un balance negativo de C si el punto de compensación es alcanzado (Parsons y Chapman, 2000). Esto pudo suceder bajo 9,5 % de OF, principalmente por el mayor número de días (45) desde la defoliación anterior (Hodgson, 1990). A valores bajos de OF la disminución en el peso de macollos se debería a una restricción en el suministro de C, tal como fue discutido al analizar el efecto de la OF sobre la densidad de macollos (Donaghy y Fulkerson, 1998).

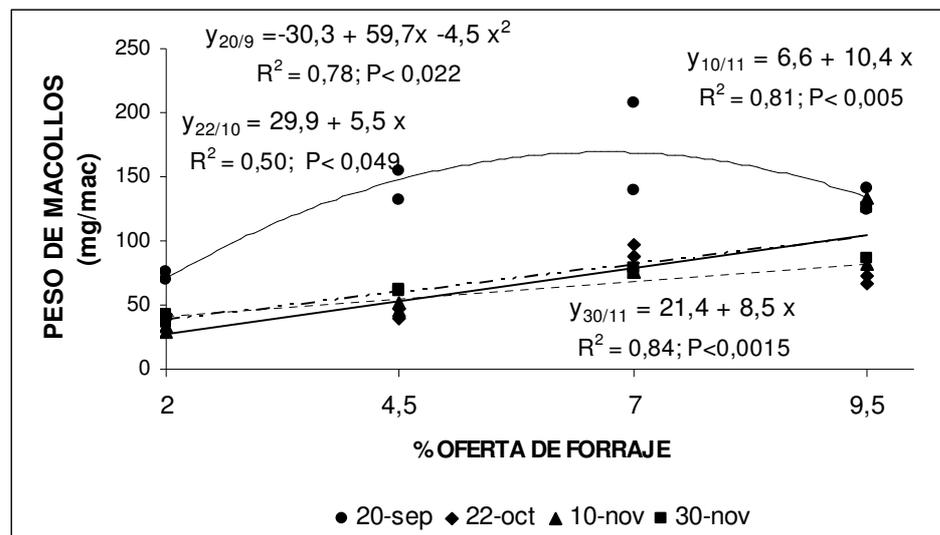


Figura 5. Relaciones entre peso de macollos (mg MS) y OF según fechas (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11)

El intervalo entre pastoreos posteriormente disminuyó (32, 19 y 20 días sin pastoreo) siendo menor al óptimo: tiempo que requiere el total desarrollo de tres láminas expandidas/macollo (Fulkerson 1993, Fulkerson y Slack 1994, 1995) y por lo tanto también fue menor el forraje acumulado. Además al avanzar la primavera la intensidad de luz y el largo del día aumentan, requiriendo mayor área foliar para interceptar la radiación (Parsons y Chapman,

2000), los carbohidratos de reserva acumulados en este período para el rebrote son menores por el activo crecimiento de hojas y alta respiración debido a las mayores temperaturas (Hume y Brock 1997, Lee et al. 2008). Estos factores pudieron incidir determinando que las relaciones entre el peso del macollo y las OF fueran lineales desde el 22 de octubre en adelante, implicando que no se alcanzó el IAF techo. Para el conjunto de las tres fechas (22 de octubre, 10 y 30 de noviembre) la regresión fue significativa ($P < 0,0001$; $r^2 = 0,70$), descrita por la ecuación: $\text{Peso seco del macollo (mg)} = 19,3 + 8,1 \text{ OF}$

El peso promedio individual de cada macollo de *Lolium perenne* bajo pastoreo con carga continua fue menor manteniendo la pastura a 3,5 cm de altura, que a 7,5 cm, a los dos meses de aplicar los tratamientos (Tallowin et al., 1986). El número y peso de los macollos remanentes disminuye al aumentar la intensidad del pastoreo, los cuales junto a su contenido de carbohidratos de reserva, determinan el rebrote (Fulkerson et al., 1994). El contenido de los carbohidratos solubles de reserva (mg/macollo) en plantas de *Lolium perenne* defoliadas a 5 cm de altura a los 27 días de rebrote es significativamente mayor que aquellas defoliadas a 2 cm, determinando un mayor peso de macollos: 138 % vs 23 % de incremento en materia seca (Donaghy y Fulkerson, 1998). Similares resultados encontraron Lee et al. (2008) con defoliaciones de esta especie a cinco alturas diferentes (de 2 a 10 cm) siendo lineal la relación del contenido de carbohidratos de reserva con la altura del forraje remanente. Pero la altura de la defoliación no sólo actúa afectando el valor absoluto de los carbohidratos no estructurales de reserva sino también a través de los cambios en los requerimientos de las plantas (Fulkerson y Slack, 1995). A menor área foliar residual, el rebrote se realiza a partir de tejidos menos diferenciados y por lo tanto a menores tasas de crecimiento iniciales (Grant et al., 1981). Pastoreos intensos con intervalos entre pastoreos relativamente menores al óptimo, determinan macollos más livianos (Fulkerson y Slack, 1995).

Si bien en las tres últimas fechas la regresión no difiere significativamente, el incremento en el tamaño de macollos al aumentar la OF tiende a ser mayor durante el estado reproductivo, lo que en parte está asociado a los cambios en la partición de carbohidratos que ocurre en esta etapa: relación parte aérea/raíz y alargamiento de entrenudos (Peacock 1975; Parsons y Chapman 2000).

4.1.5.1. *Peso de macollos grandes*

El comportamiento fue similar al del total de macollos, lo que concuerda con el aporte de esta categoría de macollos al peso promedio de éstos. Los macollos clasificados visualmente en la categoría “grandes” pesaron $125,6 \pm 65,7$ mg MS/macollo. La relación entre el peso de los macollos grandes y las OF varió según la fecha.

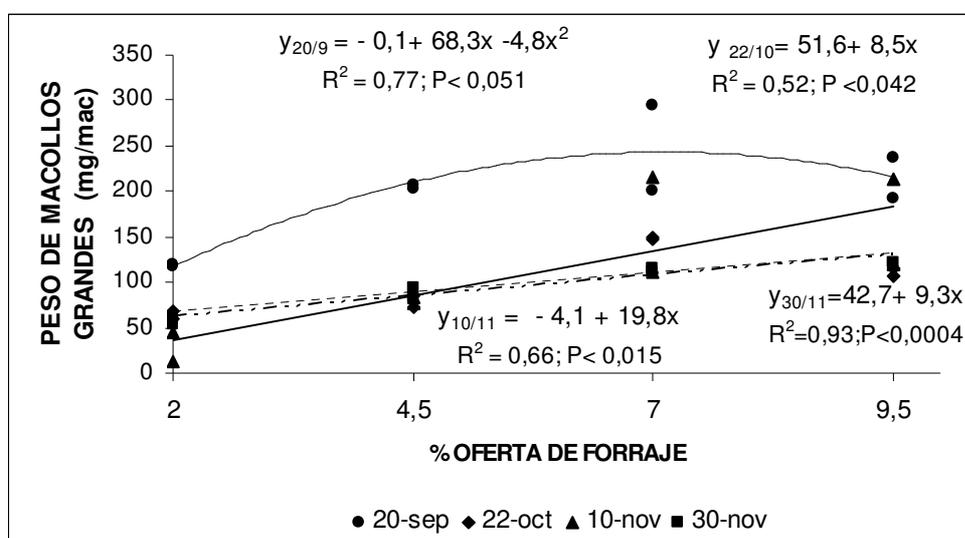


Figura 6. Relaciones entre peso de macollos grandes (mg MS) y OF según fecha (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).

Al inicio del experimento (20 de setiembre), dada la alta acumulación de forraje, la relación fue cuadrática (figura 6). Los macollos fueron

significativamente ($P < 0,0001$) más pesados ($196,6 \pm 58,0$ vs $100,9 \pm 48,4$ mg MS/macollo) en esta fecha que en los siguientes períodos, dado el mayor período de rebrote.

En los pastoreos siguientes la relación fue lineal. La ecuación conjunta fue significativa ($P < 0,0001$) con un coeficiente de determinación igual a 0,56 indicando un incremento de 12,9 mg/macollo por cada uno por ciento de incremento en la asignación de forraje, a partir de un peso de 28,6 mg.

4.1.5.2. *Peso de macollos pequeños.*

Los macollos clasificados como pequeños alcanzaron un peso promedio de $44,7 \pm 19,8$ mg MS/macollo, siendo también al inicio del período de evaluación ($P < 0,0009$) más pesados ($59,7 \pm 20,7$ mg MS/macollo) que en el resto del período (a excepción del 10 de noviembre). La relación del peso de estos macollos con la OF fue generalmente lineal (figura 7).

El 10 de noviembre, ya iniciado el período de floración, la relación del peso de los macollos pequeños con el pastoreo fue cuadrática. Esto parece indicar, que en las mayores OF muchos de estos macollos estaban alargando los entrenudos (Brock y Fletcher, 1993) y cambiando su estado fenológico, lo que permite un período sostenido y prolongado de acumulación de materia seca (Parsons, 1988).

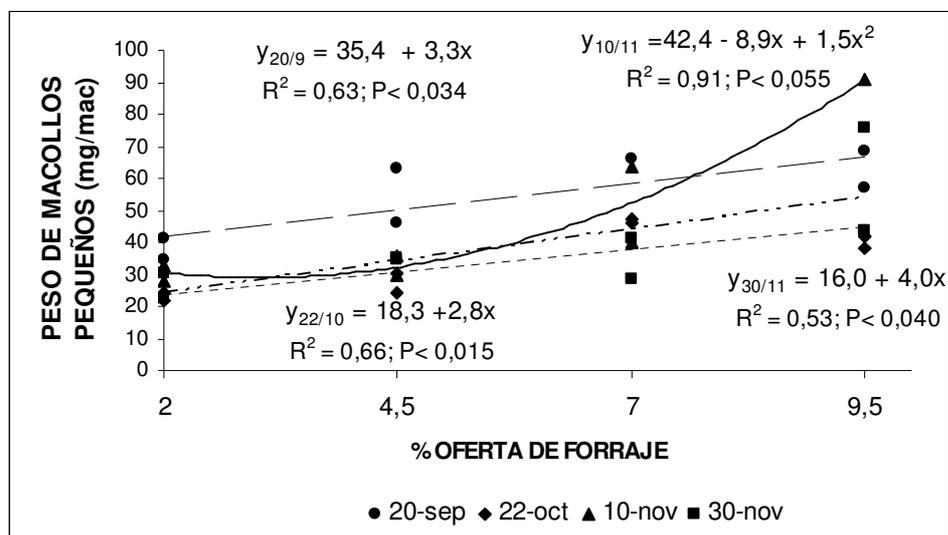


Figura 7. Relaciones entre peso de macollos pequeños (mg MS) y OF según fecha (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).

4.1.6. Relación peso/densidad de macollos.

Mathew et al. (1995) demostraron que la forma de relación entre tamaño y densidad de macollo difiere con el IAF y con la morfología del macollo, ocurriendo una compensación entre tamaño y densidad de macollo cuando se alcanza el potencial ambiental. Este concepto no es fácilmente aplicable cuando se trabaja con pastoreos con carga intermitente, en que las variaciones en el IAF son máximas, excepto si se cubren períodos largos (Lemaire y Chapman, 1996).

Analizando los datos obtenidos se encontró relación entre ambas variables en dos fechas.

El 22 de octubre la función ajustada significativa ($P < 0,011$) fue cuadrática con un $r^2 = 0,76$ (figura 8). La ecuación obtenida: $\text{Peso de macollo (mg)} = -963,9 + 0,58x - 0,000079x^2$, siendo $x = \text{número de macollos/m}^2$, indica que en el rango menor de densidad de macollos (2700 a 3400 macollos/m²) la relación

con el peso de los mismos es positiva. Si las densidades son bajas o no hay competencia por luz, puede darse un aumento en la contribución de materia seca por un aumento en el peso de los macollos y en la densidad de los mismos o sólo por aumento de la primer variable (Cullen et al.; 2005).

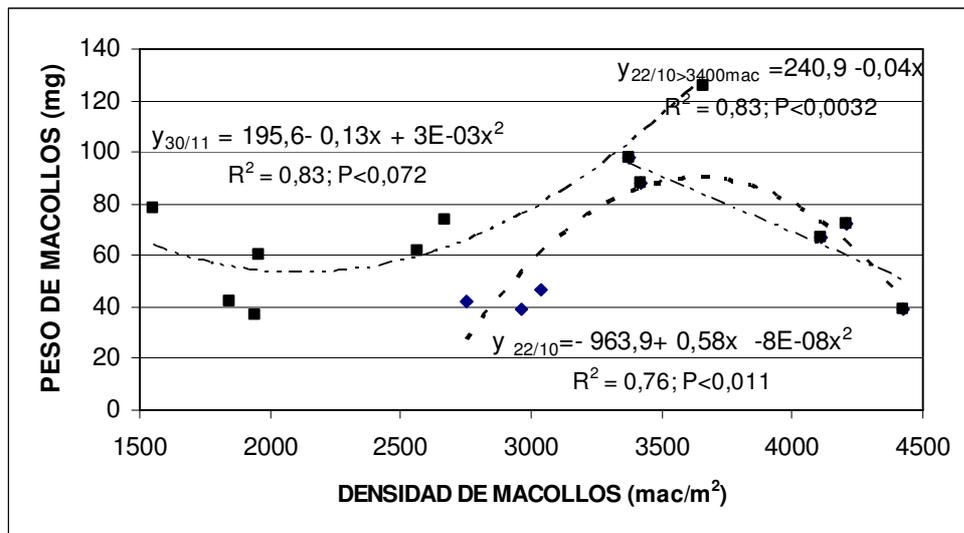


Figura 8. Relaciones entre peso y densidad de macollos para el 22/10 y el 30/11, y para el 22/10 cuando la densidad de macollos es mayor a 3400 macollos/m²

Pero desde 3400 macollos/m² cada incremento en el número de macollos significa una disminución en el peso de los mismos (partiendo de 98 mg/macollo) dándose el mecanismo de compensación mencionado. Analizando los valores a partir de este punto, la ecuación lineal de disminución del peso de los macollos al aumentar la densidad con una $P < 0,0032$, y un $r^2 = 0,83$ es: Peso de macollo (mg) = $240,9 - 0,04x$, para $x =$ número de macollos/m².

El otro momento en que existió relación significativa ($P < 0,011$) entre ambas variables fue al final del período experimental (30 de noviembre). La función también cuadrática, Peso de macollo (mg) = $195,6 - 0,13x +$

$0,000032x^2$, con un $r^2= 0,83$, fue inversa, manifestando que los cambios ocurridos en la estructura de la pastura al final de la primavera no estuvieron dirigidos por una limitación de luz. Posiblemente la reducida disponibilidad de energía y área foliar remanente para el rebrote, afectaron las respuestas.

Tanto para el pastoreo del 22 de octubre como el del 30 de noviembre se destaca que el máximo peso de macollos se alcanza con una densidad entre 3500 y 4000 macollos/m² (figura 8), la cuál se corresponde con un rango de OF entre 7,5 y 8,0% aproximadamente (figura 2).

Podemos expresar como lo hizo Hernández Garay et al. (1999) que la relación tamaño/densidad evolucionó en el tiempo y no alcanzó un equilibrio, mostrando un modelo multifásico como el reportado por Matthew et al. (1995).

4.1.7. Relaciones con el forraje remanente

La cantidad y calidad del forraje residual o remanente al pastoreo es importante para el rebrote. La relación de las OF con la altura del forraje remanente pos pastoreo (figura 9) fue significativa ($P<0,0001$) y lineal. La ecuación para el período fue: Altura del forraje remanente (cm) = $1,2 + 1,2 OF$, con un $r^2=0,74$.

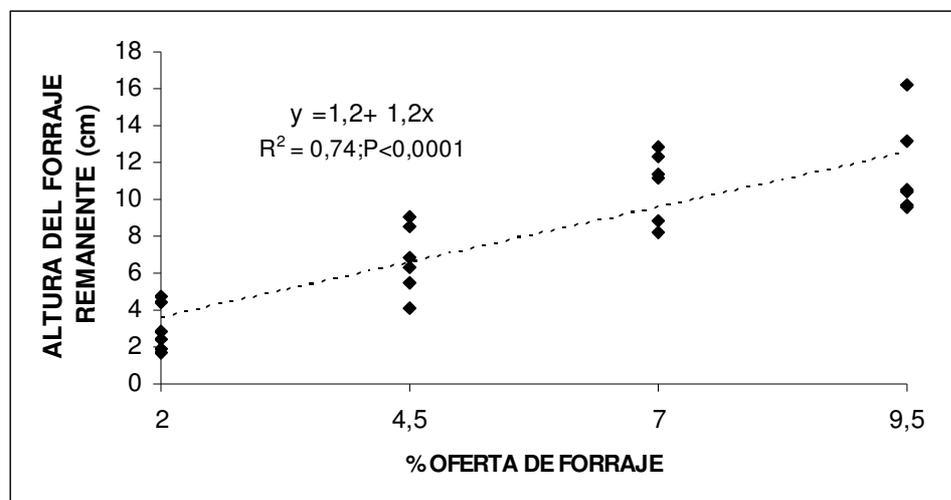


Figura 9. Relación entre altura del forraje remanente -pos pastoreo- (cm) y OF para todo el período.

Wilson y Robson (1970) trabajando con *Lolium perenne* hallaron que el principal efecto de la altura del corte fue la disminución del peso de los macollos en el forraje remanente, particularmente en los segmentos más bajos (0 - 2 cm). El contenido porcentual de los carbohidratos de reserva en este segmento fue inversamente relacionado con la severidad de los tratamientos de corte.

El peso promedio de los macollos en el forraje remanente al pastoreo también presentó una relación lineal significativa con las OF ($P < 0,0001$) con un $r^2 = 0,83$, incrementando 4,8 mg por cada 1% de incremento en la OF a partir de 2,0 mg (figura 10).

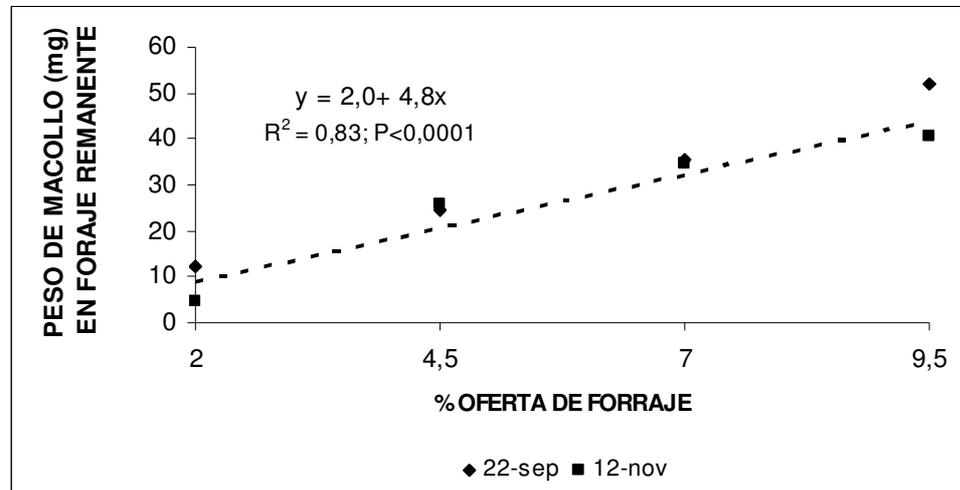


Figura 10. Relación entre peso de macollo en el forraje remanente -pos pastoreo- (mg MS) y OF para el 22/9 y 12/11

Al relacionar la densidad de macollos pre pastoreo con el peso de los macollos remanentes del pastoreo anterior se encontró una relación significativa ($P < 0,0037$), con un $r^2 = 0,78$ el 22 de octubre. La ecuación $y = 2412,9 + 30,4 x$ indica que la densidad de macollos pre pastoreo (del 22 de octubre) aumentó con el peso de macollo del forraje remanente del pastoreo anterior (20 de setiembre). No se detectó relación entre ambas variables posteriormente.

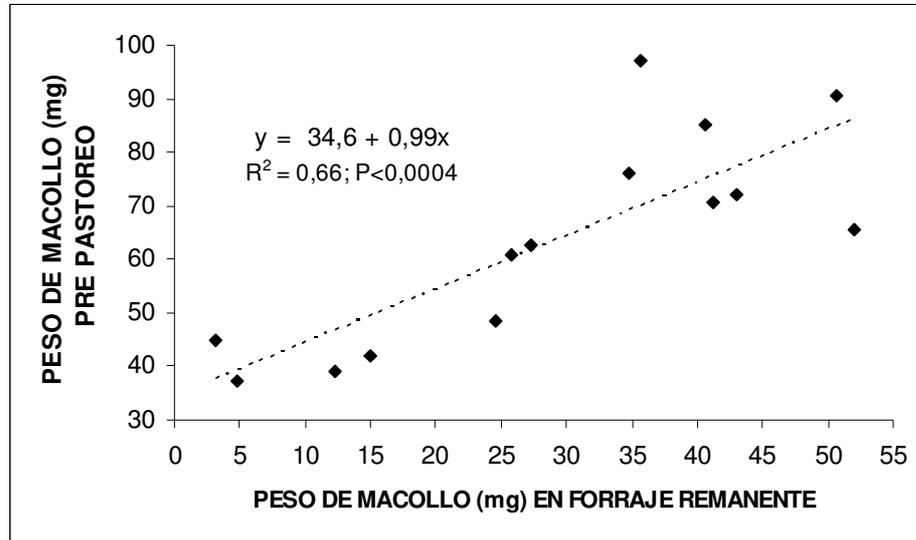


Figura 11. Relación entre el peso del macollo en el forraje remanente (mg MS) y el peso del macollo al siguiente pastoreo (mg MS) para todo el período.

Al relacionar el peso promedio de los macollos pre pastoreo con el peso de los macollos remanentes del pastoreo anterior (figura 11) la relación fue significativa ($P < 0,0004$), con un $r^2 = 0,66$ para todo el período estudiado. La ecuación fue: Peso de macollo pre-pastoreo (mg) = $34,6 + x$, siendo x = peso de macollo del forraje remanente del pastoreo anterior.

Con defoliaciones muy severas el área foliar luego del pastoreo es muy baja lo que limita la intercepción de luz, requiriendo un mayor período para alcanzar la máxima tasa fotosintética, proceso que se alcanza más rápidamente bajo defoliaciones menos severas (Parsons y Chapman, 2000). Como la frecuencia entre pastoreos fue mayor a la óptima, no se alcanzaron altas tasas de senescencias en las mayores OF estudiadas que provocaran disminución en las tasas promedio de crecimiento (Parsons y Chapman, 2000).

4.2. COMPOSICIÓN DE LA BIOMASA AÉREA Y RELACIONES ENTRE LOS COMPONENTES

4.2.1. Biomasa aérea

La biomasa aérea o forraje disponible aumentó con el incremento de las OF, ya que las plantas al quedar con mayor área foliar remanente pueden captar más luz y por lo tanto producir mayor cantidad de fotosintatos destinados al crecimiento de nuevas hojas, con menor gasto de las reservas disponibles. Existieron diferencias ($P < 0,058$) en las tasas de crecimiento promedio del período entre los tratamientos, diferenciándose la OF 9,5 % de 2,0 %.

En la figura 12 se presentan las relaciones entre la biomasa aérea y las OF. Se observa que el 20 de setiembre la función fue cuadrática, con un máximo en la OF de 7 %. Esto indica que debido al amplio período de rebrote (45 días desde el pastoreo anterior del 6 de agosto) y/o a las menores intensidades de luz, se habría alcanzado el rendimiento techo, diferenciándose ($P < 0,0001$) únicamente el forraje disponible de la menor OF de las restantes. Si se parte de un área foliar muy pequeña lleva más tiempo alcanzar la tasa máxima de fotosíntesis neta (Parsons y Chapman, 2000) ya que está limitada la intercepción de luz (Gastal et al., 2004). Fulkerson and Slack (1995) hallaron que la tasa de crecimiento de plantas de *Lolium perenne* cortadas a 5 y 12 cm fue significativamente mayor que las cortadas a 2 cm, particularmente en los primeros 15 días de rebrote. Posteriormente el rendimiento de las plantas cortadas a 5 cm fue mayor que aquellas cortadas a 12 cm a pesar de la cantidad de hojas remanentes de éstas últimas, debido a una menor eficiencia fotosintética por sombreado. Hernández Garay et al. (1999) evaluaron cinco alturas de cortes (de 2 a 16 cm) encontrando aumentos significativos en la biomasa acumulada hasta 12 cm. La defoliación a 16 cm presentó una menor

fotosíntesis neta por área de suelo y por área foliar frente a la de 12 cm (Hernández Garay et al. 2000). Para Pérez et al. (2002) también la mayor biomasa acumulada se alcanzó al cosechar entre 9 y 12cm.

La biomasa disponible promedio del 20 de setiembre (4918±1327 kgMS/ha) se diferenció ($P < 0,0001$) de la biomasa de los siguientes pastoreos (2767±1555 kgMS/ha), debido en parte a un mayor tamaño y número de macollos. Esto puede deberse a que la frecuencia entre pastoreos fue aumentando determinando menores tiempos de rebrote (32, 19 y 20 días). Las condiciones ambientales también cambiaron. El aumento de las temperaturas medias podría determinar mayores gastos energéticos de respiración (de síntesis y de mantenimiento) y de fotorrespiración, que pueden provocar disminución en los carbohidratos de reserva (Peacock 1975, Donaghy y Fulkerson 1998, Lee et al. 2008)

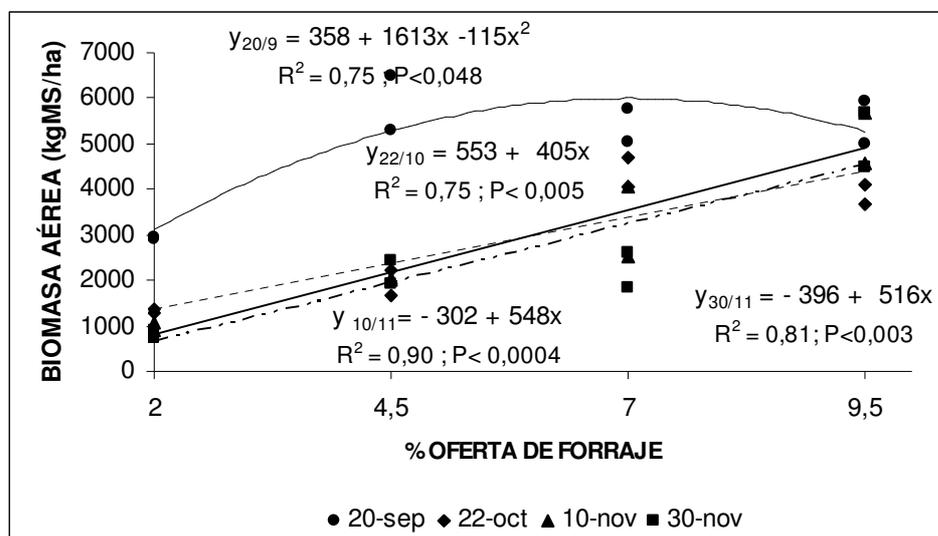


Figura 12. Relaciones entre biomasa aérea acumulada pre pastoreo (kg MS/ha) y OF según fecha (20/9,22/10,10/11y 30/11).

La relación entre la biomasa aérea pre pastoreo y las OF en las siguientes fechas fue lineal. La ecuación conjunta de los tres últimos pastoreos, fue significativa ($P < 0,0001$) con un $r^2 = 0,81$, indicando que la biomasa aérea en materia seca se incrementa en 490 kg/ha cada 1% de aumento en la OF. La pastura en la primavera requiere mayor área foliar para interceptar toda la radiación incidente, ya que aumenta la intensidad de luz y el largo del día (Parsons y Chapman, 2000). A esto se sumarían cambios en la morfología de las pasturas por el proceso de alargamiento de entrenudos que modifican la distribución vertical de las hojas reduciendo el sombreado de las hojas inferiores (Parsons, 1988). La manifestación del desarrollo reproductivo es mayor a mayores OF (Hernández Garay et al. 1997b, Parsons y Chapman 2000).

Las diferencias en biomasa aérea dentro de cada tratamiento se fueron intensificando con los ciclos de pastoreo. La disponibilidad de forraje pre pastoreo disminuyó gradualmente en el tiempo en las mayores OF, si se compara con las OF de 2,0 y 4,5 % PV en las que la disminución fue más rápida. La biomasa aérea presente al 20 de setiembre fue 3,6 y 2,7 veces mayor respectivamente en 2,0 y 4,5 % OF que al 30 de noviembre.

Hernández Garay et al. (1997a) hallaron que en primavera el manejo aliviado (21 días de descanso con remanente de 7 a 10 cm) aumenta la producción de biomasa en *Lolium perenne* frente al manejo más severo (14 días a 3-5 cm), como consecuencia de un mayor grado de desarrollo reproductivo. El incremento en la biomasa se originó por aumento del macollaje y del crecimiento neto de hojas/macollo.

4.2.2. Altura del forraje disponible

Las relaciones entre la biomasa acumulada y la altura del follaje fueron lineales y significativas en todos los períodos. La función para todo el período

(conjunto de todas las fechas) también fue significativa ($P < 0,0001$; $r^2 = 0,79$):
Biomasa aérea (kgMS/ha) = $-758,4 + 236,9 x$, siendo $x =$ Altura del follaje (cm).
La altura del forraje disponible ($17,5 \pm 6,5$ cm) tuvo igual evolución en el tiempo que la biomasa aérea acumulada. La altura al 20 de setiembre fue mayor ($P < 0,004$) a la altura de los siguientes pastoreos ($22,6 \pm 8,6$ cm vs $15,8 \pm 4,81$ cm).

La relación entre la altura del forraje pre pastoreo y las OF (figura 13) al inicio ajustó ($r^2 = 0,62$) una función cuadrática ($P < 0,007$), siendo la ecuación conjunta para el 20 de setiembre y el 22 de octubre la siguiente: Altura del forraje (cm) = $-3,7 + 8,4 OF - 0,6 OF^2$. Esto es posible asociarlo a que a medida que se incrementa la OF aumenta el peso de los macollos por un incremento en el peso de láminas y vainas. Las láminas más pesadas (9,5 % de OF) son más largas lo que determina que caigan por su peso reduciéndose la altura del follaje. En pasturas vegetativas el ángulo de las hojas comienza a disminuir a medida que aumenta el IAF, tendiendo a ser éstas sucesivamente más postradas, lo que lleva a un uso ineficiente de la luz a diferencia de lo que sucede cuando se alargan los entrenudos del tallo (Parsons, 1988). En los pastoreos de noviembre, cuando se dio el máximo desarrollo reproductivo, la relación entre la altura del forraje y las ofertas pasó a ser lineal ($P < 0,0003$). Para el 10 y 30 de noviembre la ecuación es: Altura del forraje (cm) = $7,3 + 1,4 OF$, con un $r^2 = 0,63$.

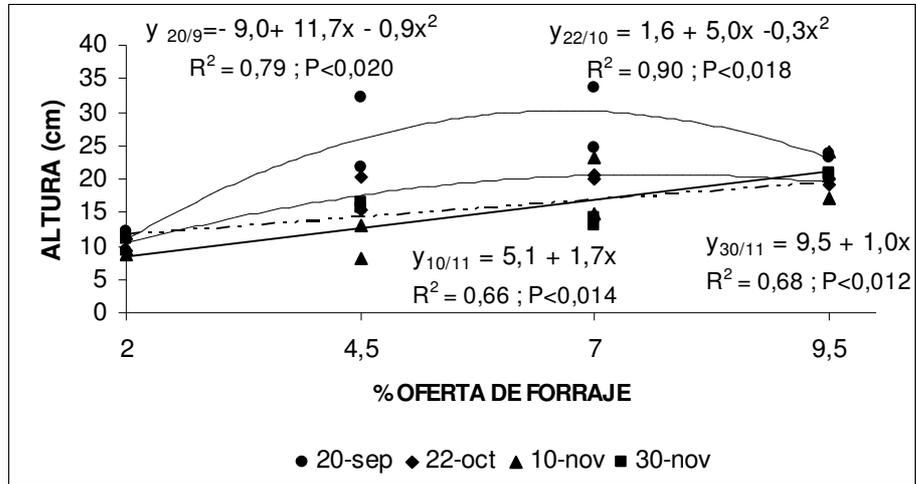


Figura 13. Relaciones entre altura de la biomasa aérea pre pastoreo (cm) y OF según fecha (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).

4.2.3. Composición de la biomasa

La biomasa aérea se puede descomponer en biomasa verde y biomasa muerta.

4.2.3.1. Biomasa verde

Al analizar la biomasa verde se observa que se mantuvo, al igual que la biomasa aérea, la diferencia ($P < 0,0001$) del 20 de setiembre con los siguientes pastoreos -22 de octubre, 10 y 30 de noviembre- (4505 ± 1204 vs 1937 ± 1096 kg MS/ha).

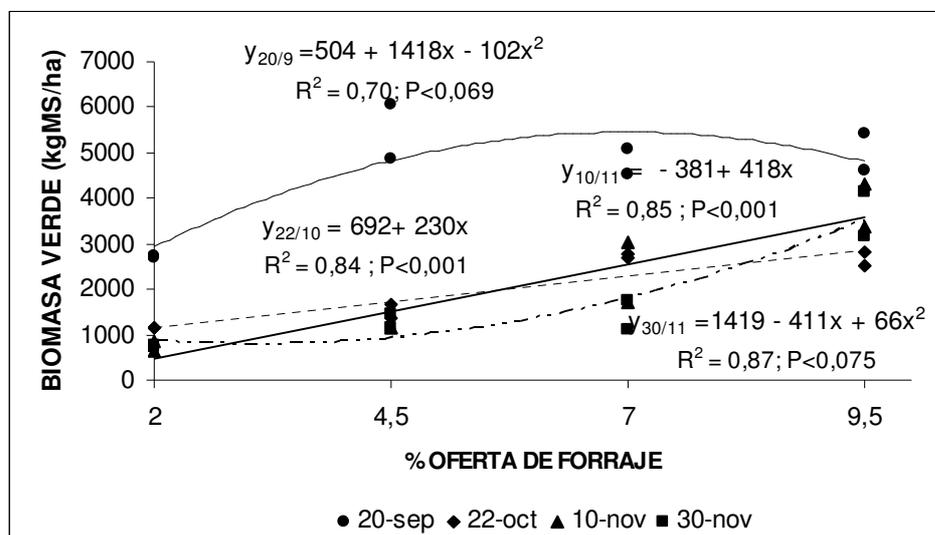


Figura 14. Relaciones entre biomasa verde pre pastoreo (kg MS/ha) y OF según fecha (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11).

El efecto de las OF en la biomasa verde no difirió el 20 de setiembre del efecto de las OF en la biomasa total. Ajustó a una función cuadrática (figura 14) con un máximo en 6,6 % de OF. A excepción de la menor OF 2,0 %, es posible que se haya alcanzado el rendimiento techo en dicho momento, es decir las hojas interceptaron toda la radiación incidente (Parsons y Chapman, 2000).

En los dos siguientes pastoreos (22 de octubre y 10 de noviembre) la relación entre la biomasa verde pre pastoreo y las OF fue lineal. A mayor OF mayor área foliar remanente y acumulación de carbohidratos de reservas, lo que implica la posibilidad de mayores tasas de crecimiento. Seguramente no toda la luz incidente fue interceptada por las hojas, ya que el ambiente lumínico al avanzar la estación cambia y la frecuencia de pastoreo aumentó determinando menor desarrollo foliar (Parsons, 1988). La limitación del agua disponible en el suelo por la escasez de precipitaciones al 22 de octubre, también pudo estar incidiendo en la menor acumulación de biomasa verde.

Al final del período experimental (30 de noviembre) la relación pasó a ser cuadrática con un mínimo en 3,0 % de OF, indicando que una mayor cantidad de forraje verde disponible para el pastoreo se logró con la mayor OF estudiada (9,5 %).

La biomasa verde promedio del período y de todos los tratamientos fue de 2579 ± 1580 kg MS/ha.

4.2.3.2. Biomasa muerta.

El contenido de biomasa muerta o material senescente varió de igual forma que la biomasa total con las OF estudiadas (figura 15). El 20 de setiembre existió más material muerto debido a una mayor acumulación de biomasa, durante un período de descanso mayor, en relación a las otras fechas.

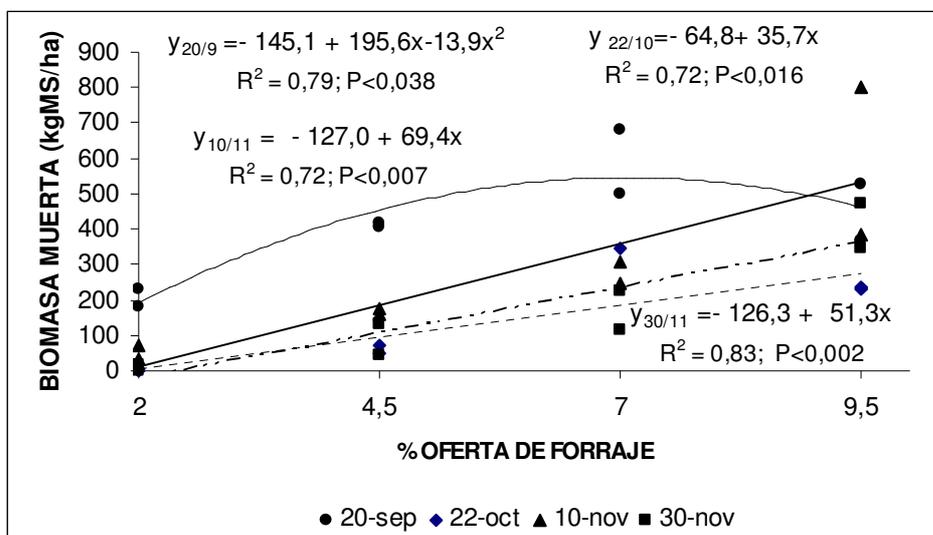


Figura 15. Relaciones entre biomasa muerta pre pastoreo (kg MS/ha) y OF según fecha (20/9,22/10,10/11 y30/11).

Al analizar los incrementos de la biomasa muerta con las OF en las fechas siguientes se observa que aumenta linealmente y en mayor proporción

al aumentar el número de macollos reproductivos (datos no presentados). La función obtenida de la biomasa muerta con las OF para las tres fechas conjuntas (22 de octubre, 10 y 30 de noviembre) fue significativa ($P < 0,0001$): Biomasa muerta (kg MS/ha) = $-105,7 + 52,7 OF$ ($r^2 = 0,64$).

Grant et al. (1983) encontraron que la tasa de senescencia de láminas por macollo en *Lolium perenne* aumenta linealmente con la altura de la pastura y/o biomasa al variar la misma de 1 a 6 cm y de 445 a 2000 kg MO/ha. Estos autores hallaron que durante el período reproductivo la tasa de crecimiento y senescencia tienen similar incremento con la altura de la pastura, tanto en macollos vegetativos como reproductivos, determinando la inexistencia de una relación de la producción neta con la altura de la pastura, pero el incremento con la altura de ambas tasas fue superior en los macollos reproductivos. Lee et al. (2007) trabajando con dos masas residuales (1260 vs 1868 kg MS/ha) obtuvieron con el tratamiento más severo una pastura más hojosa y con menos material muerto.

La tasa de senescencia aumenta con la altura de la pastura o la disminución de la presión de pastoreo (Grant et al. 1981; Bircham y Hodgson 1983, 1984; Tallowing et al. 1986, Duru y Ducrocq 2000b) ya que la probabilidad de que mayor proporción de láminas sean defoliadas antes de que senescan disminuye (Lemaire y Agnusdei, 2000); si bien esas diferencias pueden no ser significativas (Hepp et al. 1996) debido a una mayor longevidad de las hojas en los tratamientos más aliviados.

La relación entre la biomasa muerta pre pastoreo y la biomasa total fue en todos los pastoreos significativa y lineal. La ecuación conjunta para todo el período ($P < 0,0001$), con un $r^2 = 0,84$, fue: Biomasa muerta (kg MS/ha) = $-98,1 + 0,11x$; para x = biomasa aérea (kg MS/ha).

Como señalan Lemaire y Agnusdei (2000) el incremento en la tasa de senescencia con la altura de la pastura es lineal. La relación hallada con la

altura del follaje tuvo menor ajuste ($r^2=0,62$) que con la biomasa aérea total, siendo la ecuación para todo el período ($P<0,0001$):

Biomasa muerta (kg MS/ha) = $-174,3 + 24,4x$; para x = altura del follaje (cm). En este trabajo se observó un incremento en el contenido de restos secos con los ciclos de pastoreos al aumentar la altura del follaje.

En promedio de todo el período y tratamientos hubo $23,1\pm 12,9$ % de biomasa muerta en la biomasa total.

4.2.4. Composición de la biomasa verde

4.2.4.1. Biomasa de láminas

La biomasa de láminas verdes (figura 16) presentó un ajuste cuadrático con las OF desde el 22 de octubre. La ecuación conjunta para las tres fechas (22 de octubre, 10 y 11 de noviembre) fue: Biomasa de láminas (kg MS/ha) = $659,3 - 151,4 OF + 19,7 OF^2$ ($P<0,001$), siendo explicada el 73% de la variación en la biomasa de láminas por las OF. La mínima acumulación de biomasa de láminas se dio con una OF de 3,8 %. Pérez et al. (2002) evaluando esta especie bajo cortes frecuentes a cinco alturas (3 a 15 cm) obtuvo también que el peso de las láminas disminuye al aumentar la intensidad del corte.

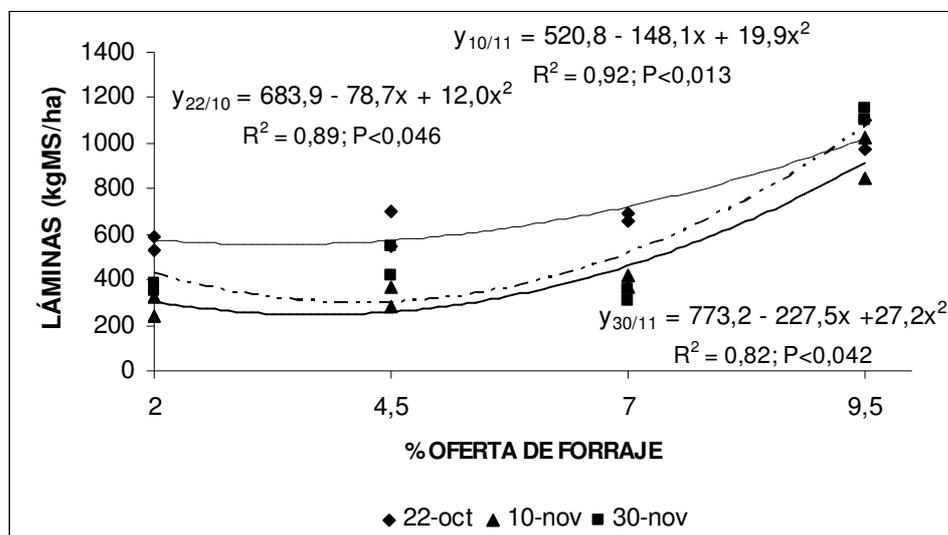


Figura 16. Relaciones entre biomasa de láminas (kg MS/ha) y OF según fechas (22/10, 10/11 y 30/11)

A medida que la biomasa aumenta la proporción de tejido foliar disminuye (Lemaire, 2001). La relación de la proporción en peso seco de láminas en la biomasa verde con las OF fue también cuadrática desde el 22 de octubre (figura 17). La ecuación conjunta para las tres fechas fue significativa ($P < 0,005$), con $r^2 = 0,66$, % de biomasa de láminas = $64,1 - 10,2 \text{ OF} + 0,67 \text{ OF}^2$, y el mínimo se dio en 7,6 % de OF. La menor OF, 2,0 %, fue la que presentó la mayor proporción de láminas en la biomasa verde ($P < 0,0001$), al ser menor el forraje acumulado pre pastoreo y su altura.

Hernández Garay et al. (1999) obtuvieron la mayor proporción de láminas en la biomasa total en los cortes a 2 y 4 cm, no siendo significativamente diferente entre si la proporción de láminas a 8, 12 y 16 cm de altura de corte. Similarmente Pérez et al. (2002) obtuvieron mayor relación lámina/ no lámina a 3 cm de altura de corte, no existiendo diferencias entre las otras intensidades evaluadas. En nuestro trabajo la altura del forraje residual promedio de todo el

período fue: 3,0- 6,7- 10,8 y 11,6 cm para las OF de 2,0- 4,5- 7,0 y 9,5 % respectivamente.

En cantidades relativas, el pastoreo más intenso proporcionó una mejor calidad (expresada como proporción de láminas) de forraje a los animales ($P < 0,0001$), pero en cantidades absolutas la mayor OF, 9,5 %, ofreció mayor biomasa de láminas que los restantes tratamientos ($P < 0,0001$).

La proporción de lámina también fue variable en el tiempo ($P < 0,0001$) existiendo interacción con las OF ($P < 0,014$). El pasaje al estado reproductivo influyó en el contenido relativo de las mismas, siendo menor el 10 de noviembre momento en que el número de inflorescencias fue máximo y la proporción de biomasa muerta también.

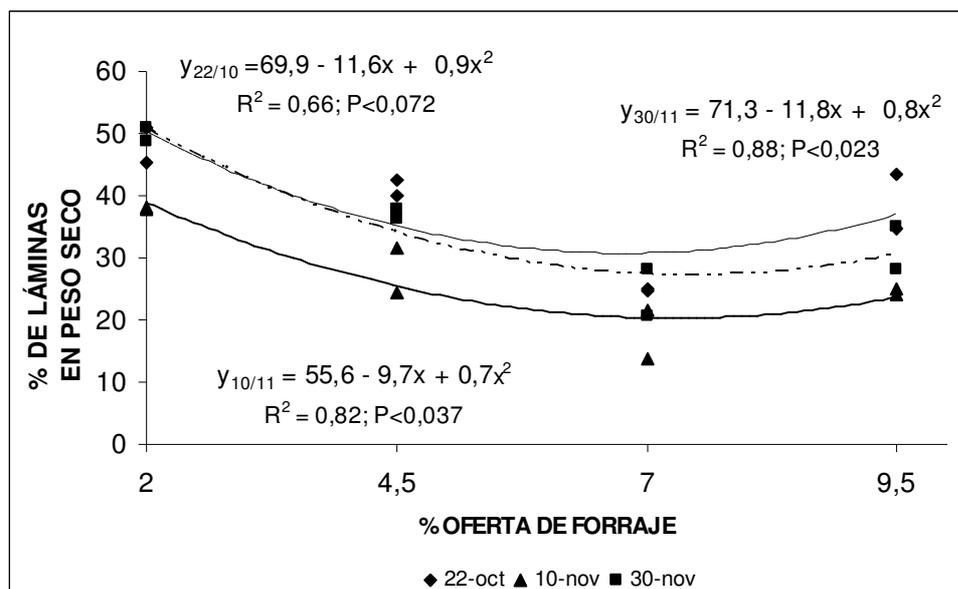


Figura 17. Relaciones entre proporción de láminas en la biomasa verde y OF según fechas (22/10, 10/11 y 30/11)

Con excepción al 22 de octubre, en los demás períodos evaluados existió una relación lineal significativa ($P < 0,0001$) y con $r^2 = 0,70$, entre la biomasa

aérea acumulada y la biomasa de hojas. La función es: Biomasa aérea (kg MS/ha) = 1482,2 + 1,95 x, siendo x = biomasa de láminas. No fue significativa el 22 de octubre, momento que coincidió con baja disponibilidad de agua en el suelo. Según Troughton (1980) la disminución en el crecimiento de las hojas por deficiencia hídrica en los horizontes superficiales del suelo es lenta comparada a la reducción del crecimiento radicular. En nuestro trabajo la reducción en el agua disponible se dio en los 30 cm superiores del suelo. Wilkins (1995) evaluando diferentes materiales de *Lolium perenne* halló que existe un considerable grado de independencia entre el rendimiento total y el rendimiento de hojas.

La cantidad de hojas remanentes pos defoliación afecta la tasa de expansión foliar (Grant et al. ,1981), obteniéndose bajo pastoreos menos intensos (con mayor área foliar por superficie) macollos más grandes y más biomasa producida (Skinner y Nelson, 1994). Las OF evaluadas provocaron diferencias (P<0,0005) en la biomasa de hojas remanentes verdes pos pastoreo (cuadro 4). Y la relación entre la biomasa de lámina pre pastoreo y la biomasa de lámina remanente del pastoreo anterior fue significativa (P<0,010; r²=0,70) y lineal: Biomasa de lámina pre pastoreo (kg MS/ha) = 302,04 + 1,04 x, siendo x = biomasa de lámina remanente del pastoreo anterior.

Cuadro 4. Biomasa de láminas verdes (kg MS/ha) pos pastoreo, promedio de todas las fechas, según OF (%)

OF %	Lámina verde pos pastoreo (kgMS/ha)
9,5	380 a
7,0	253 ab
4,5	102 bc
2,0	18 c

Distintas letras indican diferencias significativas (P<0,05) entre OF

La biomasa de láminas depende del número de hojas/macollo, la densidad de macollos y el tamaño de las láminas, componentes que se analizan en el punto 4.2.5, para comprender mejor las relaciones aquí halladas.

4.2.4.2. Biomasa de vainas

Al aumentar la altura del forraje o la acumulación de la biomasa se modifica la calidad de la luz percibida por las plantas aumentando el tamaño de las hojas (Gautier y Varlet Grancher 1996, Duru y Ducrocq 2000a). Este aumento está dado principalmente por un aumento en la duración del crecimiento de las hojas debido a la mayor longitud de la zona de crecimiento foliar y del pseudotallo (Matthew et al., 2001). Por eso a mayor longitud del pseudotallo (en pastoreos menos intensos) el tamaño de láminas y vainas aumenta (Skinner y Nelson, 1995).

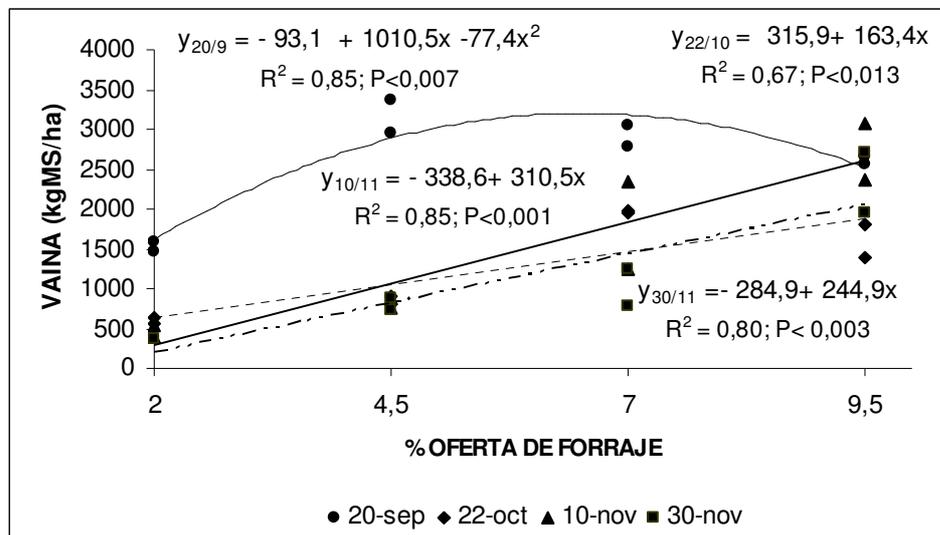


Figura 18. Relaciones entre biomasa de vainas (kg MS/ha) y OF según fechas (20/9, 22/10, 10/11 y 30/11)

Es lo que se observa en la figura 18 que relaciona la biomasa de vainas con las OF, encontrándose una relación ($r^2=0,73$) lineal significativa ($P<0,0001$) para el 22 de octubre y el 10 y 30 de noviembre, Biomasa de vainas (kg MS/ha) = $-102,5 + 239,6 OF$. En la primera fecha evaluada (20 de setiembre) la relación biomasa de vainas con las OF fue cuadrática.

4.2.4.3. Relación en peso seco: lámina/vaina

Se observa en la figura 19 que las menores OF afectaron más el crecimiento de las vainas que el crecimiento de las láminas. El aumento en longitud de las hojas durante el rebrote inicialmente es mayor en la lámina que en la vaina (Matthew et al., 2000), aunque en situaciones de sombreado puede ocurrir alargamiento de entrenudos de forma de ubicar a las nuevas láminas en estratos superiores reduciendo la relación lámina/tallo (Lemaire, 2001).

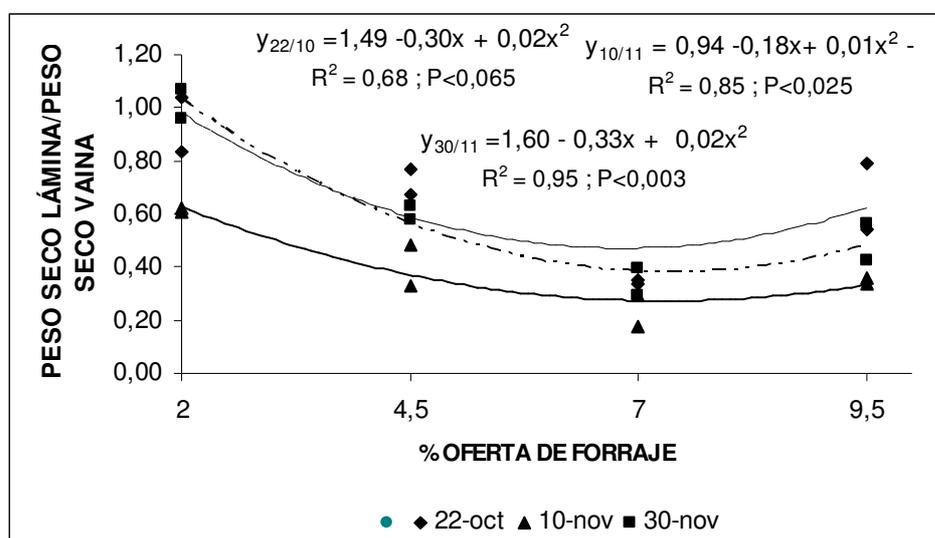


Figura 19. Relaciones entre relación lámina-vaina, en peso seco, y OF según fecha (22/10,10/11 y 30/11)

La ecuación de regresión entre biomasa de láminas/biomasa de vainas y las OF para el conjunto de las tres fechas en que fue significativa (22/10, 10/11 y 30/11) es: Biomasa de láminas/Biomasa de vainas = $1,34 - 0,27 \text{ OF} + 0,02 \text{ OF}^2$, ($P < 0,002$; $r^2 = 0,61$) y presenta un mínimo en 6,8 % de OF.

En *Lolium perenne* los pequeños macollos tienden a tener mayor relación biomasa de láminas/biomasa de vainas que los macollos grandes, ya que la longitud de la lámina aumenta más proporcionalmente que la longitud del pseudotallo a medida que la altura de la pastura aumenta (Mathew et al., 2000). El aumento del tamaño de macollo con la altura de la defoliación pudo afectar esta relación lámina/vaina (Hernández Garay et al., 1999). La OF 7,0 % fue la que presentó menor proporción en número de macollos pequeños, diferenciándose de la OF 2,0 % ($P < 0,021$). El peso promedio de los macollos en este tratamiento fue mayor que en las OF 2,0 y 4,5 % ($P < 0,0001$).

Hernández Garay et al. (2000) encontraron que la relación lámina/vaina fue mayor a uno cuando la pastura se cortó durante cinco meses a 2 y 4 cm y disminuyó suavemente en los cortes a menor intensidad (hasta 16 cm). En este trabajo únicamente en la menor OF se obtuvieron valores de uno, siendo los valores obtenidos semejantes al trabajo de Brock y Fletcher (1993). Dichos autores encontraron una relación lámina/vaina de 0,80 en el pastoreo con carga rotativa (disponibilidad promedio del forraje 575 kg MS/ha) y de 0,48 bajo el pastoreo con carga continua (1202 kg MS/ha). Aquí la relación fue de 0,88 para la OF 2,0 % (con un promedio de 880 ± 227 kg MS/ha de biomasa verde) y de 0,53 para la OF 4,5 % (con 1320 ± 206 kg MS/ha de biomasa verde) para el período referido (22 de octubre al 30 de noviembre).

Los menores valores de la relación lámina/vaina ocurrieron el 10 de noviembre ($P < 0,0001$), lo que puede deberse a que en dicho momento fue máxima la expresión del estado reproductivo.

4.2.5. Composición de la biomasa de láminas

4.2.5.1. Número de hojas/macollo

No se encontró relación entre el número de hojas/macollo y los tratamientos aplicados. El promedio de hojas por macollo de todos los tratamientos y período fue de $2,85 \pm 0,25$ (cuadro 5).

El número de hojas vivas por macollo para un genotipo, bajo un amplio rango de condiciones ambientales y de manejo estables, es relativamente constante a través de la vida de la planta (Skinner y Nelson 1994, Chapman y Lemaire 1993, Parsons y Chapman 2000, Agnusdei y Assuero 2004), lo que no significa que no pueda variar (Yang et al., 1998). En *Lolium perenne* en promedio es de 3,5 hojas/macollo, cada vez que una nueva hoja se expande la más vieja muere (Mathew et al. 2000, Parsons y Chapman 2000). El número de hojas/macollo resulta del balance entre el número de hojas acumuladas que aparecen y desaparecen (Agnusdei y Assuero, 2004), estando pues la tasa de aparición de hojas y su longevidad relacionadas (Lemaire y Chapman 1996, Nelson 2000, Parsons y Chapman 2000).

Si bien la tasa de aparición de hojas es menos plástica en su respuesta al ambiente que la tasa de expansión foliar y la tasa de macollaje (Chapman y Lemaire 1993, Nelson 2000), disminuye con el tiempo de rebrote, lo que se asocia a un aumento en la longitud de las vainas (Skinner y Nelson, 1994). Si al aumentar la intensidad de la defoliación disminuye la longitud del pseudotallo, es menor la distancia que debe recorrer la hoja en formación para aparecer (Skinner y Nelson, 1994), por lo que pasturas mantenidas a bajo IAF por defoliaciones frecuentes tienen mayor tasa de aparición de hojas (Lemaire y Chapman, 1996).

Pero la tasa de aparición de hojas está relacionada a la tasa de expansión de éstas y factores como un déficit hídrico la afectan (Skinner y Nelson, 1994), o si el suministro de fotosintatos disminuye, por reducción del

área foliar y disponibilidad de energía en el forraje remanente (Gastal et al. 2004), la tasa de expansión foliar es menor (Duru y Ducrocq, 2000b) demorando en aparecer el ápice de la hoja. Para Skinner y Nelson (1995) por tener la zona de crecimiento foliar luego de la defoliación la prioridad en la distribución de carbohidratos (Donaghy y Fulkerson, 1998), éstos se acumulan en exceso en el ápice meristemático no relacionándose con la tasa de expansión foliar. Pero el comportamiento del contenido de N, del cual depende por más tiempo el rebrote, es diferente (Volenc et al. 1996, Thornton y Millard 1997; Schnyder y de Visser 1999).

Esto explica que al estudiar la variación en el número de hojas verdes/macollo los resultados sean contradictorios (Gastal et al. 2004). Por ejemplo en el trabajo realizado por Duru y Ducrocq (2000b) con *Dactylis glomerata* el número de hojas emergidas fue mayor al principio en el tratamiento más severo, pero luego disminuyó más rápidamente que en el tratamiento más aliviado. Para Fulkerson y Slack (1995) el intervalo de aparición de hojas de *Lolium perenne* no difirió significativamente entre los tratamientos, pero a las plantas cortadas a 2 y 5 cm les llevó más días alcanzar el estado de tres hojas expandidas que las cortadas a 12 cm. Lee et al. (2007) tampoco hallaron diferencias en la tasa de aparición de hojas en los dos manejos evaluados, a diferencia de los trabajos de Hernández Garay et al. (2000) y Yang et al. (1998) que sí las detectaron al evaluar alturas de defoliación de 2 a 16 cm y de 3 a 18 cm respectivamente.

Cuadro 5. Número de hojas/macollo promedio de todas las OF por fecha

FECHA	Número de hojas/macollo
20/9	3,06 ± 0,07 a
22/10	2,81 ± 0,15 b
10/11	2,64 ± 0,34 b
30/11	2,90 ± 0,16 ab
Promedio	2,85±0,25

Distintas letras indican diferencias significativas (P<0,05) entre fechas de pastoreo

En este trabajo si existió variación en el tiempo en el número de hojas/macollo (cuadro 5). Luego del primer pastoreo el número de hojas vivas/macollo disminuyó ($P < 0,0006$) tendiendo a aumentar hacia el final del período experimental. El número de hojas/macollo es constante siempre que el intervalo entre defoliaciones sea mayor a la vida media de las hojas y la disponibilidad de nutrientes y agua no sea limitante (Lemaire y Agnusdei, 2000).

Seguramente existió un efecto negativo acumulativo de los pastoreos debido a la frecuencia entre pastoreos. Para Fulkerson y Slack (1994, 1995) la frecuencia óptima de pastoreo es aquella que permite expandir el número de hojas correspondiente a la vida media de una hoja, es decir antes de que comience a senescer la primera hoja producida luego del pastoreo. Según estos autores *Lolium perenne* se debería pastorear cuando se desarrollan tres láminas totalmente expandidas/macollo pos defoliación ya que la senescencia comienza en el estado de 3,5 hojas/macollo (Fulkerson y Slack, 1994). Por lo que es posible suponer que la frecuencia de los pastoreos fue mayor a la óptima ya que el número de hojas expandidas/macollo promedio del período y de todos los tratamientos fue de $1,74 \pm 0,25$. El pasaje al estado reproductivo – menor número de meristemas foliares disponibles, también pudo haber influido en la variación del número de hojas/macollo en el tiempo.

Considerando las categorías de las hojas, se halló una relación lineal inversa desde el 22 de octubre entre el número de láminas en expansión/macollo con las OF (figura 20). La ecuación, N° láminas en expansión/macollo = $1,10 - 0,02 \text{ OF}$, para el conjunto de las tres fechas (22 de octubre, 10 y 30 de noviembre) fue significativa ($P < 0,0001$) con un $r^2 = 0,56$. Esto sugeriría que la tasa de aparición de hojas aumentó con la intensidad del pastoreo. Tallowing et al. (1986) hallaron que esta categoría de hojas en el total de las láminas fue mayor bajo el tratamiento severo (3,5 vs 7,5 cm de altura de la pastura) si bien no encontraron diferencias en el número de hojas

totales/macollo. En este trabajo no existió relación entre el número de hojas expandidas/macollo y las OF, observándose una tendencia inversa a la de las hojas en expansión, pero que no fue significativa.

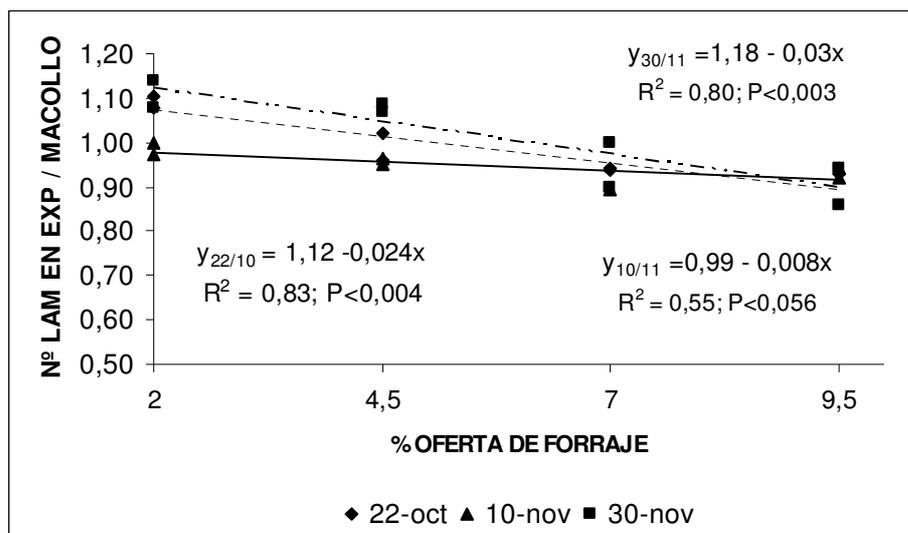


Figura 20. Relaciones entre número de láminas en expansión/macollo y OF según fecha (22/10, 10/11 y 30/11).

La frecuencia en días fue similar para todos los tratamientos en este experimento, y también lo fue si se considera el estado fisiológico de las plantas (Lee et al. 2007) a través del número de hojas promedio totalmente expandidas por macollo ($P < 0,12$). Si varió la frecuencia entre pastoreos, en días y en número de hojas expandidas/macollo ($P < 0,0007$), entre períodos.

4.2.5.2. Densidad de macollos

La variación en la biomasa de láminas con las OF no se debió al número de hojas/macollo. Fue explicada en parte por la variación en la densidad de macollos, la que tuvo un incremento lineal ($P < 0,001$; $r^2 = 0,76$) de 209 macollos/m² por cada 1% de OF, la que ya fue discutida.

La relación entre la biomasa de láminas y la densidad de macollos fue lineal en los tres últimos pastoreos, y para el conjunto de éstos fue significativa ($P < 0,0001$) con un $r^2 = 0,67$. La ecuación es: Biomasa de láminas (kg MS/ha) = $-241,7 + 0,28 x$, siendo x = número de macollos/m².

4.2.5.3. *Peso de lámina*

La intensidad de pastoreo afectó el peso de la lámina en forma variable según fecha. La relación refleja lo sucedido con el peso de los macollos. Éstos están altamente correlacionados con la tasa de expansión foliar (Nelson 2000, Bahmani et al. 2000, Berone et al. 2008).

Al comienzo (20 de setiembre) el tamaño de la lámina expresada en peso seco se incrementó hasta una OF de 7,1 %, luego de lo cual disminuyó (figura 21). La alta acumulación de biomasa en los tratamientos más aliviados lleva a un aumento en la tasa respiratoria (Donaghy y Fulkerson, 1998) y muchos tejidos fotosintéticos al estar sombreados determinan que la tasa neta de acumulación de carbohidratos disminuya (Parsons y Chapman 2000, Gastal et al. 2004). Además en estado vegetativo también puede ocurrir un alargamiento de entrenudos como forma de mejorar el acceso a la luz de las nuevas láminas, lo que reduce la distancia a recorrer de la hoja en formación dentro del tubo de vainas determinando que su tamaño final sea menor (Lemaire, 2001).

Al siguiente pastoreo, la relación entre el peso de lámina y las OF es inversa. El peso mínimo de las láminas se da a 4,5 % OF. En este momento la biomasa acumulada es menor y coincide con el mínimo de agua almacenada en el suelo (figura 1), siendo la tasa de expansión foliar uno de los procesos fisiológicos más sensibles frente a un déficit de agua (Jones, 1988). Esto sumado a que el crecimiento radicular no es prioritario si la disponibilidad de energía es limitante (Donaghy y Fulkerson, 1998), determinaría un menor desarrollo radicular (Donaghy y Fulkerson, 2002) bajo las menores OF y por lo tanto menor capacidad de estas pasturas de absorber agua del suelo. También

existió un ajuste ($P < 0,0039$; $r^2 = 0,53$) lineal en dicha fecha (Peso de lámina (mg) = $5,91 + 0,17 \text{ OF}$).

En los pastoreos de noviembre la relación pasa a ser lineal. Bircham y Hodgson (1983) obtuvieron que el área de lámina por macollo primario aumentó con la biomasa disponible (500 a 1700 kg MO/ha). La tasa de crecimiento de lámina por macollo aumenta linealmente con la altura de la pastura y/o biomasa al variar la misma de 1 a 6 cm y de 445 a 2000 kg MO/ha (Grant et al., 1983). Tallowing et al. (1989) evaluando dos alturas constantes de pastoreo (3,5 y 7,5 cm) obtuvo una mayor tasa de expansión de hoja en *Lolium perenne* bajo la menor presión de pastoreo principalmente en los macollos más grandes y viejos. En ambos casos la tasa de expansión foliar declinó en la primavera no relacionándose con el tamaño de los macollos, quizás por el estrés hídrico acaecido.

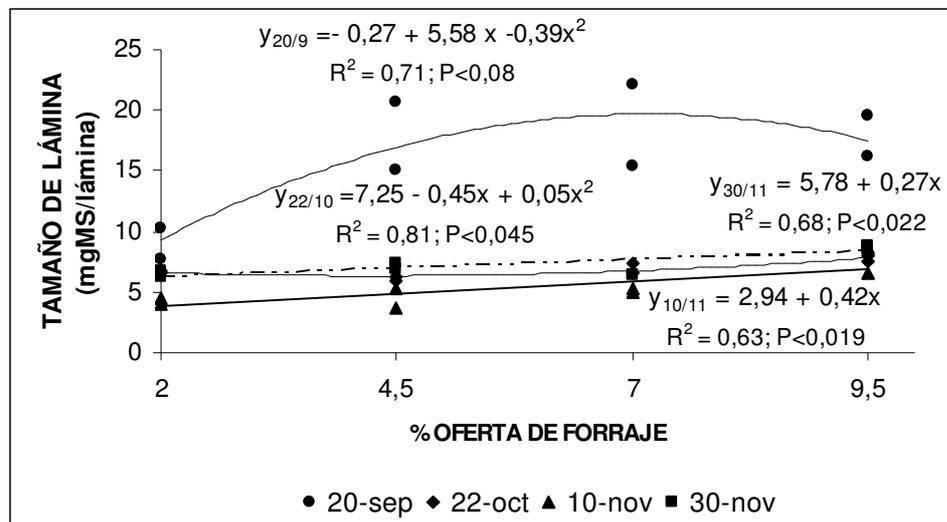


Figura 21. Relaciones entre peso de lámina (mg MS) y OF según fecha (20/9,22/10,10/11 y 30/11)

La defoliación puede afectar el crecimiento foliar (Richards, 1993) y un efecto puede ser a través de la modificación de la altura del pseudotallo (Duru y Ducrocq 2000b). El tamaño de la lámina depende de la tasa de elongación foliar y de la duración de la tasa de expansión de las hojas (longitud del tiempo en que una hoja se expande), siendo afectadas también por la temperatura y la disponibilidad de N y de agua (Duru y Ducrocq 2000a, b, Parsons y Chapman 2000). Mayores OF implican mayor longitud de vainas remanentes y por lo tanto hojas más largas, debido principalmente a un aumento en la duración del crecimiento más que a un aumento en la tasa de expansión (Duru y Ducrocq 2000b, Gastal et al., 2004). Esto se debe a que la longitud del pseudotallo afecta la luz percibida por la base de las hojas en crecimiento, y al aumentar el rojo lejano aumenta la longitud de las nuevas hojas (Gastal et al., 2004). Además la tasa de expansión foliar disminuye cuando se remueve parte de las vainas (Grant et al., 1981) por daño a los meristemas intercalares de hoja (Gastal et al., 2004).

Analizando el efecto de las OF en la longitud del *pseudotallo* (figura 22) se observan similares relaciones que con el peso de lámina. El 22 de octubre no existió ajuste entre ambas variables, momento en que el déficit de agua pudo estar afectando el crecimiento.

Sin embargo el ajuste del peso de la lámina (cuya mayor variación está dada por la longitud de la misma) con la longitud del pseudotallo no fue aceptable. Únicamente existió una relación lineal significativa ($P < 0,0001$) con un $r^2 = 0,70$, entre el peso promedio de la lámina ya expandida de los macollos pequeños y la longitud del pseudotallo de este grupo de macollos, que para el conjunto de las todas las fechas es: Peso promedio de lámina ya expandida en macollos pequeños (mg) = $- 0,07 + 1,73 x$, para $x =$ longitud del pseudotallo de macollos pequeños (cm). El alargamiento de los entrenudos, debido al pasaje al estado reproductivo, afecta más la longitud de la vaina que la de la lámina (Skinner y Nelson, 1995), lo que podría en parte explicar estos resultados ya

que si existió relación entre las variables el 20 de setiembre en los macollos grandes. También hay que considerar que los pesos por unidad de longitud de hoja y de área difieren con la intensidad del corte, con el sombreado y con el estado de desarrollo de la hoja (en expansión o por comenzar a senescer) (Grant et al., 1981).

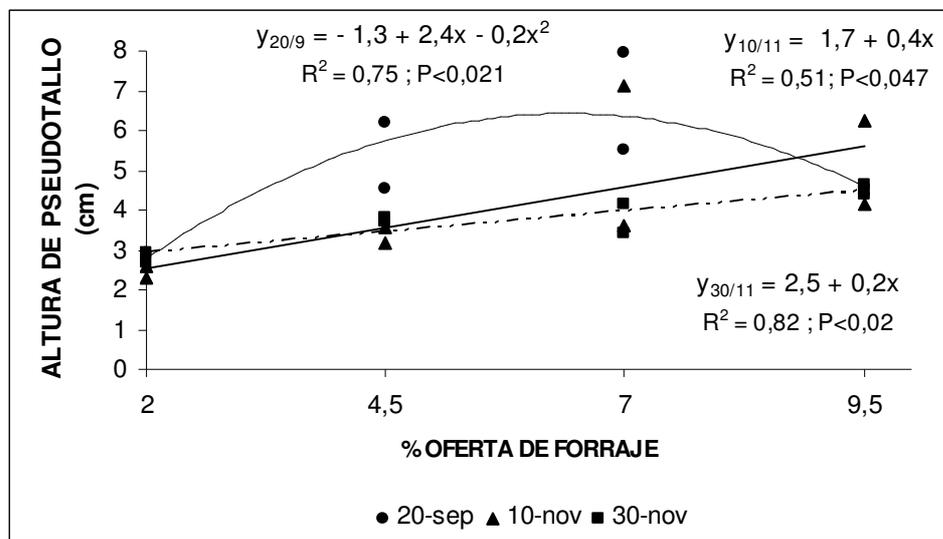


Figura 22. Relaciones entre altura del pseudotallo (cm) y OF según fecha (20/9, 10/11 y 30/11)

El peso de la lámina varió ($P < 0,0001$) con la fecha, disminuyendo con los pastoreos y volviendo a aumentar al final del período, similar variación tuvieron los *grados días acumulados* entre pastoreos. En general al aumentar la temperatura hasta 20-25 °C, las hojas se extienden más rápidamente pero durante un período más corto siendo su tamaño final mayor (Parsons y Chapman, 2000). La respuesta no es lineal y por eso se utiliza los grados días acumulados. En este trabajo no existió relación entre el peso de las láminas y los grados días acumulados entre pastoreos ($r^2 = 0,44$). Varias pueden ser las causas:

1) Existieron factores limitantes: deficiencia de N (Skinner y Nelson 1995) y/o de disponibilidad de agua en el suelo, que afectaron negativamente las tasas de crecimiento (Duru y Ducrocq, 2000b) y modificaron la prioridad en la distribución de los carbohidratos.

2) La relación es de la temperatura con el largo de la lámina (Parsons y Chapman, 2000) variable no medida en el trabajo, y existen cambios en el peso específico de las láminas según su estado de desarrollo, edad de los macollos, posición en la planta y manejo (Tallowing et al. 1989),

3) Si bien la tasa de expansión foliar es mayor durante el pasaje al estado reproductivo (Lemaire y Chapman, 1996) al alargarse los entrenudos el largo del pseudotallo disminuye afectando más la longitud de la lámina que la de la vaina (Skinner y Nelson, 1995).

4) La temperatura en el dosel es variable, pero la que interesa es la que se da a nivel del ápice de crecimiento (Peacock, 1975) que no fue medida.

Otros factores también pudieron estar influyendo, como la altura del forraje residual, que en el pastoreo del 22 de octubre fue significativamente menor ($P < 0,0001$) que en los otros.

5. CONCLUSIONES

Las diferentes intensidades de pastoreo, aplicadas como OF, impuestas desde el 6 de agosto al 30 de noviembre, provocaron variaciones en las variables estructurales estudiadas: densidad de macollos, densidad de plantas, número de macollos/planta y peso de macollos, en la biomasa aérea acumulada pre pastoreo y en su composición.

Las relaciones halladas entre las variables y las OF difirieron con la fecha y/o número de pastoreos realizados. En parte debido a que las condiciones ambientales fueron cambiando así como el estado de desarrollo de los macollos (pasaje al estado reproductivo).

También existieron diferencias en el momento en que comenzaron a manifestarse las relaciones. El peso de los macollos se modificó antes con las OF que el número de éstos, coincidiendo con las distintas vidas medias de los órganos (hojas vs tallo) y prioridades de la planta.

Se detectaron diferentes comportamientos de las variables con las OF según se tratase de macollos grandes o pequeños. Esto permitió visualizar como, el trabajar con los valores promedio de la población no permite muchas veces comprender los procesos que suceden.

A mayor intensidad del pastoreo el tamaño de los macollos fue menor pero esto no fue acompañado de un incremento en el número de macollos sino al contrario. La limitante principal en el promedio del período no fue la luz, si el balance de fotosintatos. En los tratamientos más intensos con menor o nula área foliar remanente, se aceleró la muerte de macollos y retrasó la aparición de nuevos, debido seguramente a que la energía para el rebrote fue limitante. Esto se deduce de las relaciones encontradas entre el peso y densidad de los macollos pre pastoreo con el peso/macollo del forraje remanente al pastoreo.

El efecto negativo de las menores OF fue favorecido por una frecuencia de pastoreo menor a la óptima si se considera como óptima el tiempo necesario para el desarrollo de tres láminas expandidas/macollo.

Al no manifestarse en general cambios compensatorios entre densidad y tamaño de macollos con la intensidad del pastoreo, el empleo de mayores OF permitirían una mayor persistencia productiva de las pasturas.

La biomasa aérea acumulada pre pastoreo y su composición variaron con las OF, lo que seguramente influyó en la utilización de la pastura, a través del tamaño de bocado de los animales y la calidad del forraje ofrecido.

La biomasa acumulada total presentó generalmente una relación lineal y positiva con las OF al igual que el material muerto y senescente dentro de ésta. La biomasa de láminas verdes se incrementó también con las OF, con un mínimo en 3,8 % de OF. La relación se debió a un incremento con las OF en la densidad de macollos y en el peso promedio de las láminas, ya que el número de hojas/macollos permaneció constante.

Las relaciones halladas demuestran la complejidad de los procesos que determinan el rendimiento final de las pasturas (peso y número de macollos) y su calidad (composición de la biomasa). Manifiestan también la necesidad de distinguir las respuestas según el tamaño de los macollos para una mejor interpretación y extrapolación de los resultados, señalando la necesidad de continuar evaluando el efecto de la defoliación en las pasturas bajo pastoreos con carga intermitente y con condiciones ambientales variables y limitantes.

6. BIBLIOGRAFÍA

- ALTAMIRANO, A.; DA SILVA, H.; DURÁN, A; ECHEVARRÍA, A.; PANARIO, D; PUENTES, R..1976. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay. Instituto Geográfico Militar. Mdeo. Uruguay. 96 p.
- AGNUSDEI, M. G.; ASSUERO, S.G. 2004. Leaf tissue flows under grazing and sward structure of different temperate forage grasses in the humid pampas of Argentina. In: "II Symposium in Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology". Curitiba. Paraná. Brasil. CD.
- BAHMANI I.; HAZARD L.; VARLET-GRANCHER C.; BETIN M.; LEMAIRE G.; MATTHEW C.; THOM E.R. 2000. Differences in tillering of long and short leaved perennial ryegrass genotypes under full light and shade treatments. *Crop Science* 40: 1095-1102
- BALLARÉ, C.L.; CALSAL, J.J. 2000. Light signals perceived by crop and weed plants. *Fields Crop Research* 67: 149-160.
- BELL, G.; LECHOWICZ, M.J. 1994. Spatial heterogeneity at small scales and how plants respond to it. In: Cadwell, M.M.; Pearcy, R.W. ed. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and belowground. California.U.S.A. Academic Press. pp. 391-414.
- BERONE, G.D.; LATTANZI, F.A.; AGNUSDEI, M.G.; BERTOLOTTI, N. 2008. Growth of individual tillers and tillering rate of *Lolium perenne* and *Bromus stamineus* subjected to two defoliation frequencies in winter in Argentina. *Grass and Forage Science* 63: 504-512.
- BIRCHAM, J. S.; HODGSON, J. 1983. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stoking management. *Grass and Forage Science* 38: 323-331.
- _____; _____. 1984. The effects of change in herbage mass on rates of herbage growth and senescence in mixed swards. *Grass and Forage Science* 39: 111-115.

- BRISKE, D.D. 1986. Plant response to defoliation: morphological considerations and allocation priorities. In: Joss, P.J.; Lynch, P.W., Williams, O.B. eds. Rangelands: A resource under siege. Cambridge. Univ. Press. pp. 425-427.
- _____. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. In: Heitschmidt, R.K.; Stuth, J.W. eds. Grazing management and ecological perspective. Portland, Oregon. Timber Press. pp. 85-108.
- _____. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: Hodgson, J.; Illius, A.W. eds. The Ecology and Management of Grazing System. Wallingford. CAB International. pp. 37-67.
- BROCK, J.L.; HAY, R.J.M. 1993. An ecological approach to forage management. In: Proceedings of the XVII International Grassland Congress. Wellington, New Zealand. SIR Publishing. pp. 837-842.
- _____; FLETCHER, R.H. 1993. Morphology of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) plants in pastures under intensive sheep grazing. Journal of Agricultural Science 120: 301-310.
- BROUGHAM, R.W. 1956. The rate of growth of short-rotation- ryegrass pastures in the late autumn, winter, and early spring. N.Z. Journal of Science and Technology 78-87.
- CALSAL, J.J.; SANCHEZ, R.A.; GIBSON, D. 1990. The significance of changes in the red/far red ratio, associated with either neighbour plants or twilight, for tillering in *Lolium multiflorum* Lam. New Phytologist 116:565-572.
- CARLASSARE, M.; KARSTEN, H.D. 2003. Pasture management. Species population dynamics in a mixed pasture under two rotational sward grazing height regimes. Agronomy Journal 95: 844-854.

- CASEY, I.A.; BRERETON, A.J.; LAIDLAW, A.S.; Mc GILLOWAY, D.A. 1999. Effects of sheath tube length on leaf development in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Ann. Appl. Biol.* 134: 251-257.
- CLIFFORD, P.E. 1977. Tiller bud suppression in reproductive plants of *Lolium multiflorum* Lam. cv. Westerwoldicum. *Annals of Botany* 41: 605-615.
- COLVILL, K. ; MARSHALL, C. 1981. The patterns of growth, assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ and distribution of ^{14}C -assimilate within vegetative plants of *Lolium perenne* at low and high density. *Ann. Appl. Biol.* 99: 179-199.
- CULLEN, B.R.; CHAPMAN, D.F.; QUIGLEY, P.E. 2005. Persistence of *Phalaris aquatica* in grazed pastures. 1. Plant and tiller population characteristics. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 45: 41-48.
- _____; _____. 2006a. Comparative responses of *Lolium perenne* and *Phalaris aquatica* to multiple growth stresses. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 46: 1131-1138.
- _____; _____. 2006b. Comparative defoliation tolerance of temperate perennial grasses. *Grass and Forage Science* 61: 405-412.
- CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: *Proceedings of the XVII International Grasslands Congress*. Wellington, New Zealand. SIR Publishing, pp. 55-64
- DAVIES, A.; 1988. The regrowth of grass swards. In: Jones, M.B.; Lazenby, A. eds. *The grass crop: the physiological basis of production*. London. Chapman and Hall. pp. 85-127
- DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A.; CALSAL, J.J.; 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. *Plant Physiology* 72: 900-902.
- DIRECCIÓN NACIONAL DE METEOROLOGÍA. 1996. Normales climatológicas. Período 1961-1990. 20 p.

- DONAGHY, D. J.; FULKERSON, W. J. 1997. The importance of water-soluble carbohydrate reserves on regrowth and root growth of *Lolium perenne* (L.). Grass and Forage Science 52: 401-407.
- _____; _____. 1998. Priority for allocation of water-soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perenne*. Grass and Forage Science 53: 211-218.
- _____; _____. 2002. The impact of defoliation frequency and nitrogen fertilizer application in spring on summer survival of perennial ryegrass under grazing in subtropical Australia. Grass and Forage Science, 57: 351-359.
- DURU, M.; DUCROCQ, H. 2000a. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. Annals of Botany 85: 635-643.
- _____; _____. 2000b. Growth and senescence of the successive grass leaves on a Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. Annals of Botany 85: 645-653.
- FULKERSON, W.J.; SLACK, K.; MOORE, K.; ROLFE, C. 1993. Management of *Lolium perenne/Trifolium repens* pastures in the subtropics. 1. Effect of defoliation interval, seeding rate and application of N and Lime. Austr. J. Agric. Res. 44: 1947-1958.
- _____. 1994. Effect of redefoliation on the regrowth and water soluble carbohydrate content of *Lolium perenne*. Aust. J. Agric. Res. 45: 1809-1815.
- _____; SLACK, K. 1994. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*: 1. Effect of water-soluble carbohydrates and senescence. Grass and Forage Science 49: 373-377.
- _____; _____; LOWE, K.F. 1994. Variation in the response of *Lolium* genotypes to defoliation. Austr. J. Agric. Res. 45: 1309-1317.

- _____; _____.1995. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*: 2. Effect of defoliation frequency and height. Grass and Forage Science 50: 16-20.
- _____; 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. Australian Journal of Experimental Agriculture 41: 261-275.
- GARCÍA, G.; GARCÍA PINTOS, L.; LÓPEZ, M. 2008 Efecto de la suplementación energética sobre la performance de novillos manejados sobre una mezcla de raigrás perenne bajo cuatro presiones de pastoreo. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 189 p.
- GASTAL, F.; LEMAIRE, G.; LESTIENNE, F. 2004. Defoliation, shoot plasticity, sward structure and herbage utilisation. In: "II Symposium in Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology". Curitiba. Paraná. Brasil. CD.
- GAUTIER, H.; VARLET-GRANCHER, C. 1996. Regulation of leaf growth of grass by blue light. Physiologia Plantarum 98: 424-430.
- _____; _____. HAZARD, L. 1999. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. Annals of Botany 83: 423-429.
- GIBSON, D.; CALSAL, J.J.; DEREGIBUS, V.A. 1992. The effects of plant density on shoot and leaf lamina angles in *Lolium multiflorum* and *Paspalum dilatatum*. Annals of Botany 70: 69-73.
- GOLD, W.G.; CALDWELL, M.M. 1989. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. Oecología 80: 289-296.
- GRANT, S.A.; BARTHURAM, G.T.; TORVELL, L. 1981. Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne* swards. Grass and Forage Science 36: 155-168.

- _____; _____; _____. KING, J.; SMITH, H.K. 1983. Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne*-dominated swards. Grass and Forage Science 38: 333-344.
- GRIME, J.P. 1994. The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity. In: Cadwell, M.M.; Pearcy, R.W. eds. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and belowground. California. Academic Press. pp. 1-19.
- HERNÁNDEZ GARAY A.; HODGSON, J.; MATTHEW, C. 1997a. Effect of spring grazing management on perennial ryegrass and ryegrass-white clover pastures. 1 Tissue turnover and herbage accumulation. New Zealand Journal of Agricultural Research 40: 25-35.
- _____; _____. 1997b. Effect of spring grazing management on perennial ryegrass and ryegrass-white clover pastures. 2. Tiller and growing point densities and population dynamics. New Zealand Journal of Agricultural Research. Vol 40: 37-50.
- _____; _____. 1999. Tiller size/density compensation in perennial ryegrass miniature swards subject to differing defoliation heights and a proposed productivity index. Grass and Forage Science 54: 347-356.
- _____; _____. 2000. The influence of defoliation height on dry matter partitioning and CO₂ exchange of perennial ryegrass miniature swards. Grass and Forage Science 55: 372-376.
- HEPP, C.; MILNE, J.A.; ILLIUS, A.W.; ROBERTSON, E. 1996. The effect of summer management of perennial ryegrass-dominant swards on plant and animal responses in the autumn when grazed by sheep. 1. Tissue turnover and sward structure. Grass and Forage Science 51: 250-259.
- HODGSON, J. 1990. Grazing Management: Science into Practice. Whittemore, Simpson, eds. New York, USA. Longman Scientific Technical. 203 p.

- HUME, D.E.; BROCK, J.L. 1997. Morphology of tall fescue (*Festuca arundinacea*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*) plants in pastures under sheep and cattle grazing. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 129: 19-31.
- JEWISS, O.R. 1972. Tillering in grasses – Its significance and control. *Journal of British Grassland Society* 27: 65-82.
- JONES, M.B.; COLLETT, B.; BROWN, S. 1982. Sward growth under cutting and continuous stocking managements: sward canopy structure, tiller density and leaf turnover. *Grass and Forage Science* 37: 67-73.
- _____. 1988. Water relations. Chapter 6. In: Jones, M.B; Lazenby, A. eds. *The grass crop – The Physiological Basis of Production*. London, UK. Chapman and Hall, pp 205 -242.
- KAYS, S.; HARPER, J.L. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology* 62: 97-105.
- LACA, E. A.; LEMAIRE, G. 2000. Measuring sward structure. In: Marnette L., Jones, R.M. eds. *Field and Laboratory Methods for Grassland and Animal Production Research*. Wallingford, U.K. CAB International. University Press. pp. 103-121.
- LANGER, R.H.M. 1972. *How Grasses Grow*. Arnold, E. ed. London. Publishers Ltd. 60 p.
- LEAVER, J.D.; WEISSBACH, F. 1993. Trends in intensive temperate grassland systems. In: *Proceedings of the XVII International Grassland Congress*. Wellington, New Zealand. SIR Publishing. pp.1481-1485.
- LEE, J.M.; DONAGHY, D.J.; ROCHE, J.R. 2007. Effect of grazing severity and fertiliser application during winter on herbage regrowth and quality of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Australian Journal of Experimental Agriculture* 47: 825-832.

- _____; _____. 2008. Effect of defoliation severity on regrowth and nutritive value of perennial ryegrass dominant swards. *Agronomy Journal* 100: 308-314.
- LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: Hodgson, J.; Illius, A.W. eds. *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Wallingford, U.K. CAB International, pp 3-35.
- _____; AGNUSDEI, M. 2000. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: Lemaire, G; Hodgson, J.; De Moraes, A.; Nabinger, C. ; Carvalho, P.C. de F. eds. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. CABI Publishing, Oxford. pp.265-287.
- _____. 2001. Ecophysiology of grassland: Dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. In: *Proceedings of the XIX International Grassland Congress*. Sao Paulo, Brasil. CD.
- MATTHEW, C.; LEMAIRES, G.; SACKVILLE HAMILTON, N.R.; HERNÁNDEZ-GARAY, A. 1995. A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. *Annals of Botany* 76: 579-587.
- _____; YANG, J.Z.; POTTER, J.F. 1998. Determination of tiller and root appearance in perennial ryegrass (*Lolium perenne*) swards by observation of the tiller axis, and potential application in mechanistic modelling. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 41: 1-10.
- _____; ASSUERO, S.G., BLACK, C.K.; SACKVILLE HAMILTON, N.R. 2000. Tiller dynamics of grazed swards In: Lemaire, G; Hodgson, J.; De Moraes, A.; Nabinger, C. ; Carvalho, P.C. de F. eds. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Oxford, CABI. Publishing. pp 127-150. CD.
- _____; VAN LOO, E.N.; THOM, E.R.; DAWSON, L.A.; CARE, D.A. 2001. Understanding shoot and root development. In: *Proceedings of the XIX International Grassland Congress*. Sao Paulo, Brasil. CD.

- MORVAN-BERTRAND, A.; PAVIS, N.; BOUCAUD, J.; PRUD'HOMME, M.P. 1999. Partitioning of reserve and newly assimilated carbon in roots and leaf tissues of *Lolium perenne* during regrowth after defoliation: assessment by ¹³C steady-state labelling and carbohydrate analysis. *Plant, Cell and Environment* 22: 1097-1108.
- MURPHY, J.S.; BRISKE, D.D. 1992. Regulation of tillering by apical dominance: Chronology, interpretive value, and current perspectives. *J. Range Manage.* 45: 419-429.
- NELSON, C.J. 2000. Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs. tillering. In: Lemaire, G; Hodgson, J.; De Moraes, A.; Nabinger, C.; Carvalho, P.C. de F. eds. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. CABI Publishing, Oxford. pp. 101-126.
- ONG, C.K. 1978. The physiology of tiller death in grasses. 1. The influence of tiller age, size and position. *Journal of British Grassland Society* 33: 197-203.
- _____; MARSHALL, C. ; SAGAR, G.R. 1978. The physiology of tiller death in grasses. 2. Causes of tiller death in a grass sward. *Journal of British Grassland Society* 33: 205-211.
- PARSONS, A.J. 1988. The effects of season and management on the growth of grass swards. Chapter 4. In: Jones, M.B; Lazenby, A. eds. *The grass crop – The physiological basis of production*. London, U.K. Chapman and Hall, pp. 129 -177.
- _____; CHAPMAN, D.F. 2000. The principles of pasture growth and utilization. In: Hopkins, A. ed. *Grass: its production and utilization*. Oxford. Backwell Science. pp. 31-89.
- PEACOCK, J.M. 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. III Factors affecting seasonal differences. *Journal of Applied Ecology* 12: 685-697.

- PÉREZ, M.T.; HERNÁNDEZ GARAY, A.; PÉREZ, J.; HERRERA, J.G.; BÁRCENA, R. 2002. Respuesta productiva y dinámica del rebrote de ballico perenne a diferentes alturas de corte. *Téc. Pecu Méx.* 40: 251-263.
- RICHARDS, J.H.; CALDWELL, M.M. 1985. Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: A field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology* 22:907-920.
- _____. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. In: *Proceedings of the XVII International Grasslands Congress*. Wellington, New Zealand. SIR Publishing. pp. 85-94.
- ROBSON, M.J.; RYLE, G.J.A.; WOLEDGE, J. 1988. The grass plant – its form and function. Chapter 2. In: Jones, M.B; Lazenby, A. eds. *The grass crop – The physiological basis of production*. London, U.K. Chapman and Hall, pp. 25-83.
- RUSSELL, R.S. 1977. Relationships between roots and shoots. In: Mc Graw Hill ed. *Plant root systems: Their function and interaction with the soil*. London, U.K. pp. 9-29.
- SACKVILLE HAMILTON, N.R.; MATTHEW, C.; LEMAIRE, G. 1995. In defense of the $-3/2$ boundary rule: A re-evaluation of self-thinning concepts and status. *Annals of Botany* 76: 569-577.
- SANTIBAÑEZ, F. 1994. *Zonas Agroclimáticas de América del Sur*. Universidad de Chile, Escuela de Agronomía, Laboratorio de Agrometeorología (mapa).
- SAS. Institute Inc., SAS/STAT. User's guide. Versión 8.1. Carey, North.Caroline, U.S.A.
- SCHNYDER, H.; DE VISSER, R.; 1999. Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass

- recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. *Plant Physiology* 119: 1423-1435.
- SKINNER, R.H.; NELSON, C.J. 1994. Role of leaf appearance rate and the coleoptile tiller in regulating tiller production. *Crop Science* 34: 71-75.
- _____; _____. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phylochron. *Crop Science* 35: 4-10.
- TALLOWING, J.R.B.; WILLIAMS, J.H.H.; LARGE, R.V. 1986. Some consequences of imposing different continuous grazing pressures in the spring on sward morphology, herbage quality and the performance of young beef cattle. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 106: 129-139.
- _____; _____; KIRKHAM, F.W. 1989. Some consequences of imposing different continuous-grazing pressures in the spring on tiller demography and leaf growth. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 112: 115-122.
- THORNTHWAITE, C.W.; MATHER, J.R. 1955. *The water balance*. Centerton, N.J.. Laboratory of Climatology.
- THORNTON, B.; MILLARD, P. 1997 Increased defoliation frequency depletes remobilization of nitrogen for leaf growth in grasses. *Annals of Botany* 80: 89-95.
- TROUGHTON, A. 1980. Production of root axes and leaf elongation in perennial ryegrass in relation to dryness of the upper soil layer. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 95: 533-538.
- VOLENEC, J.J.; OURRY, A.; JOERN, B.C. 1996. A role for nitrogen reserves in forage regrowth and stress tolerance. *Physiologia Plantarum* 97: 185-193.
- WILKINS, P.W. 1995. Independence of dry matter yield and leaf yield among perennial ryegrass varieties differing in seasonal yield distribution. *Grass and Forage Science* 50: 155-161.

- WILSON, D.B.; ROBSON, M.J. 1970. Regrowth of S24 Ryegrass and its relation to yield measurement of grazed swards. *Journal of the British Grassland Society* 25: 220-227.
- YANG, J.Z.; MATTHEW, C.; ROWLAND, R.E. 1998. Tiller axis observations for perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and tall fescue (*Festuca arundinacea*): number of active phytomers, probability of tiller appearance, and frequency of root appearance per phytomer for three cutting heights. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 41: 11-17.