

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

EFFECTO DE LA HISTORIA DE FRECUENCIA DE PASTOREO SOBRE
LA PRODUCCIÓN DE UN CAMPO NATURAL

por

Alejo BORDABERRY METHOL
Elías REGULES ZUBILLAGA
Diego RODRÍGUEZ SCHAURICHT

TESIS presentada como uno
de los requisitos para obtener
el título de Ingeniero
Agrónomo

MONTEVIDEO
URUGUAY
2017

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. PhD. Pablo Boggiano

.....

Ing. Agr. Esp. MSc. Ramiro Zanoniani

.....

Ing. Agr. MSc. Silvana Noell

.....

Ing. Agr. David Silveira

Fecha: 19 de julio de 2017

Autores:

Alejo Bordaberry

.....

Elías Regules

.....

Diego Rodríguez

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a nuestro director de tesis Ing. Agr. Pablo Boggiano por su disposición y dedicación.

Al personal del laboratorio de la estación experimental por facilitarnos las instalaciones y los materiales utilizados.

A la profesora de estadística Ing. Agr. Mónica Cadenazzi por ayudarnos en el análisis de los datos.

A la Lic. Sully Toledo por su disposición y dedicación en las correcciones.

Por último, a nuestras familias principalmente por el apoyo brindado a lo largo de toda la carrera.

TABLA DE CONTENIDO

Página

PAGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1 GENERALIDADES.....	3
2.2 FISIOLÓGÍA DE LAS PLANTAS FORRAJERAS.....	6
2.2.1 <u>Área foliar</u>	6
2.2.2 <u>Sustancias de reserva</u>	8
2.2.3 <u>Puntos de crecimiento</u>	10
2.2.4 <u>Macollaje</u>	12
2.3 ECOLOGÍA DE LA PRODUCCIÓN.....	13
2.3.1 <u>Temperatura</u>	14
2.3.2 <u>Régimen hídrico</u>	15
2.3.3 <u>Intensidad lumínica</u>	17
2.3.4 <u>Nutrición mineral</u>	18
2.4 PRODUCCIÓN DE FORRAJE.....	19
2.4.1 <u>Productividad</u>	21
2.4.2 <u>Crecimiento y utilización</u>	22
2.5 CARACTERÍSTICAS DEL MODELO MORFOGENÉTICO.....	23
2.5.1 <u>Tasa de aparición de hojas (TAH)</u>	24
2.5.2 <u>Tasa de elongación foliar (TEF)</u>	24
2.5.3 <u>Vida media foliar (VMF)</u>	25
2.6 FACTORES QUE AFECTAN COMPOSICIÓN BOTÁNICA.....	27
2.6.1 <u>Frecuencia de defoliación</u>	28
2.6.2 <u>Intensidad de defoliación</u>	30
2.7 EFECTO DE LA INTENSIDAD DE PASTOREO.....	32
2.7.1 <u>Reservas de carbono</u>	34
2.7.2 <u>El rebrote y las raíces</u>	34
2.7.3 <u>Cambios de estructura de la pastura durante el rebrote</u>	34
2.7.4 <u>El rebrote en diferentes sistemas de defoliación</u>	35
2.8 EFECTO DEL MOMENTO DE CORTE.....	35

2.8.1 <u>Cambios estacionales en el ambiente</u>	36
2.8.1.1 En el ambiente lumínico.....	36
2.8.1.2 En el ambiente térmico	36
2.8.1.3 Cambios estacionales en el metabolismo de carbohidratos	37
2.8.1.4 Cambios estacionales en la respuesta de la expansión foliar	38
2.8.1.5 Cambios estacionales en la fotosíntesis potencial de las hojas y la pastura	38
2.8.1.6 Cambios estacionales en el balance de carbono de la pastura	39
2.8.1.7 Cambios estacionales en la partición de asimilados	40
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	42
3.1 CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES	42
3.1.1 <u>Ubicación del experimento</u>	42
3.1.2 <u>Descripción del sitio experimental</u>	43
3.2 ANTECEDENTES DEL ÁREA EXPERIMENTAL	43
3.3 DISEÑO EXPERIMENTAL	43
3.4 BALANCE HÍDRICO	44
3.5 METODOLOGÍA EXPERIMENTAL	44
3.5.1 <u>Producción de materia seca</u>	45
3.5.1.1 Corte máquina.	45
3.5.1.2 Corte tijera.	45
3.5.2 <u>Composición botánica</u>	45
3.5.3 <u>Cálculo de la suma térmica (ST °C)</u>	46
3.5.3 <u>Variables estudiadas</u>	46
3.6 HIPÓTESIS	46
3.6.1 <u>Hipótesis biológica</u>	46
3.6.2 <u>Hipótesis estadística</u>	46
3.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	47
4. <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	48
4.1 DATOS METEOROLÓGICOS	48
4.3 CURVAS DE ACUMULACIÓN DE MATERIA SECA SEGÚN FRECUENCIA DE PASTOREO	55
4.3.1 <u>Corte con máquina</u>	55
4.3.1.1 Acumulación de materia seca promedio	55
4.3.1.2 Tasa de crecimiento promedio.....	58
4.3.2 <u>Corte tijera</u>	61
4.3.2.1 Acumulación de materia seca promedio	61
4.3.2.2 Tasa de crecimiento promedio.....	65

4.3.2.3 Acumulación de material verde en base seca por fracciones.....	68
4.4 CONSIDERACIONES FINALES	81
5. <u>CONCLUSIONES</u>	82
6. <u>RESUMEN</u>	83
7. <u>SUMMARY</u>	84
8. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	85
9. <u>ANEXOS</u>	97

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Intervalos de confianza del ajuste lineal de los antecesores 60 y 80.....	56
2. Intervalos de confianza del ajuste cuadrático para todos los antecesores. ..	59
3. Test de efectos fijos.	60
4. Efecto interacción antecesor * días de descanso (7 días) sobre la tasa de crecimiento medida en kg/ha/día de materia seca.....	60
5. Intervalos de confianza (95%) para el coeficiente de regresión lineal para acumulación de materia seca en kg/ha según antecesor.	63
6 Intervalos de confianza (95%) para el coeficiente de regresión lineal para acumulación de materia seca en kg/ha según antecesor.	64
7. Intervalos de confianza ajuste cuadrático de las regresiones de tasa de acumulación de materia seca promedio (kg ms/ha) del corte tijera según frecuencia de pastoreo.	66
8. Intervalos de confianza del ajuste lineal para la acumulación de material verde en kg/ha de materia seca.....	69
9. Intervalos de confianza del ajuste lineal para la acumulación de material verde en kg/ha de materia seca.....	70
10. Intervalos de confianza del ajuste lineal para la acumulación de restos secos en kg/ha de materia seca	72
11. Intervalos de confianza del ajuste lineal. acumulación de láminas	74
12. Intervalos de confianza del ajuste lineal. acumulación de tallos y vainas. ..	76
13. Intervalos de confianza del ajuste cuadrático. acumulación de tallos y vainas en relación al material verde en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo.	77
14. Intervalos de confianza de ajustes para acumulación de tallos y vainas en relación al material verde en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo.	79
15. Intervalos de confianza de ajustes para la relación lámina/tallo y vaina	80

Figura No.

1. Croquis del área experimental, 80/60/40/20 días de descanso.	42
2. Croquis del área experimental para cada parcela de frecuencia de pastoreo.....	44
3. Temperatura media mensual en °c para el período experimental y promedio histórico 2002-2014.	48
4. Temperatura promedio °c, máxima y mínima diarias para el período experimental.	49
5. Precipitaciones mensuales acumuladas en mm durante el período experimental y para el promedio de 2002-2014.....	50
6. Balance hídrico diario en mm de agua, precipitaciones relacionadas con evapotranspiración potencial, variación en el almacenaje como porcentaje y en mm de agua en la lámina, suma de las lluvias en mm y suma de la evapotranspiración del campo natural.	51
7. Análisis de componentes principales, considerando la frecuencia de predominio de cada especie según antecesor.....	52
8. Análisis de componentes principales promedio, considerando la frecuencia de predominio de cada especie según antecesor.	54
9. Acumulación de materia seca promedio en kg/ha para el corte con máquina según historia de frecuencia de pastoreo.	55
10. Tasa de crecimiento promedio del corte con máquina en kg/ha/día de materia seca según la historia de frecuencia de pastoreo.	59
11. Acumulación diaria de materia seca en kg/ha con corte tijera según historia de frecuencia de pastoreo.	62
12. Acumulación de materia seca en kg/ha en función de la suma térmica según historia de frecuencia de pastoreo.	64
13. Tasa de crecimiento promedio en kg/ha/día de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo.	65
14. Tasa de crecimiento promedio en kg/ha de materia seca en función de la suma térmica según historia de frecuencia de pastoreo.	67
15. Acumulación de material verde (ms total - restos secos) promedio del corte tijera en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo.....	68

16. Acumulación de material verde (ms total-restos secos) promedio del corte tijera en kg/ha de materia seca en función de la suma térmica según historia de frecuencia de pastoreo.	70
17. Acumulación de restos secos promedio en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo	71
18. Acumulación de materia seca total y materia seca de material verde en kg/ha a partir de los modelos generados para los antecesores 20 y 80.	73
19. Acumulación de materia seca de tallos y vainas del corte con tijera en kg/ha según historia de frecuencia de pastoreo.	75
20. Relación entre la materia seca de lámina del corte con tijera en función al material verde en kg/ha según historia de frecuencia de pastoreo	76
21. Proporción de materia seca de tallos y vainas del corte con tijera en relación al material verde en kg/ha según historia de frecuencia de pastoreo.....	78
22. Relación lámina/tallo y vaina del corte tijera en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo	80

1. INTRODUCCIÓN

El campo natural en el Uruguay representa uno de los principales recursos forrajeros por la extensión que ocupa así como también por el volumen de aporte de forraje a la dieta de los animales. Uruguay, ubicado entre 30 y 35° latitud sur, constituye más del 65% de la superficie de nuestro país y forma parte de las praderas templadas de América del Sur (MGAP, 2003).

El clima en Uruguay se caracteriza por temperaturas con marcadas diferencias estacionales y por precipitaciones anuales promedio que usualmente varían entre los 1000 mm en el sur del país y 1300 mm en el norte, en donde las estaciones con mayores precipitaciones son otoño y primavera, aunque son altamente variables en Uruguay.

El campo natural en Uruguay es centro de origen y diversificación de plantas forrajeras, es un ecosistema particular en el mundo, un disclimax reciente, con especies C3 y C4 conviviendo todo el año simultáneamente, con escasas leguminosas y microorganismos muy eficientes en la fijación de nitrógeno y absorción de fósforo (Saldanha, 2011).

Se caracteriza por la multifuncionalidad al constituir un factor importante para el desarrollo y la conservación del suelo, al protegerlo contra la erosión, contribuyendo a mantener las propiedades físicas, aportando materia orgánica, favoreciendo microorganismos y aumentando la disponibilidad de nutrientes y energía.

A su vez brinda servicios ecosistémicos como el secuestro de Carbono (gases con efecto invernadero), y es sustento nutritivo de herbívoros siendo la base forrajera de rodeos y majadas en sistemas ganaderos (Saldanha, 2011).

Históricamente soportó dotaciones excesivas y manejos inadecuados. Como alternativa forrajera, para poder manejarla en pos que exprese su potencial productivo, debemos conocer sus principales características, definir sus limitantes y la mejor manera de superarlas.

Para mejorar los manejos de los campos naturales del Uruguay se ha generado información y se continúa logrando información producto de la investigación nacional que confirma su potencialidad. Con el manejo del pastoreo como variable de gran importancia se logran obtener mejores resultados productivos sin grandes inversiones, solamente con un buen manejo de los recursos con los que cuenta.

El objetivo de este trabajo consistió en evaluar modelos de acumulación de materia seca según el efecto de la historia de frecuencia de pastoreo (20, 40, 60 y 80 días de descanso).

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 GENERALIDADES

Las praderas naturales son un complejo mosaico constituidos por un número muy grande de especies que cambian sus frecuencias y sus hábitos fisiológicos y ecológicos, adaptándose a las condiciones cambiantes del material geológico, suelo, topografía, bajo el efecto del pastoreo (Millot et al., 1987). Según Rosengurtt et al.(1939) "*bajo la aparente homogeneidad de las pasturas naturales, la observación cuidadosa permite distinguir una serie de comunidades vegetales, heterogéneas en composición y estructura*".

En esas comunidades vegetales predominan gramíneas de bajo y mediano porte, ciperáceas y dicotiledóneas, integradas por compuestas, leguminosas y numerosas familias que aparecen en menor frecuencia (Rosengurtt 1943, 1946, Millot et al. 1987, Berretta 1998).

Según Carámbula (1997), la producción de forraje consiste en convertir la energía solar, el dióxido de carbono, los nutrientes, el agua del suelo, en materiales energéticos y proteínas.

Las relaciones energéticas de este ecosistema denominado específicamente por Millot et al. (1987) como ecosistema pratense, determinan que las entradas de recursos abióticos (energía solar, atmósfera, clima, agua y suelo), sean utilizadas por los recursos bióticos (organismos vegetales y animales), para generar la fuente alimenticia de los herbívoros y su transformación en productos útiles al hombre.

El tapiz natural presenta una abundancia de especies tipo C4 (estivales) las cuales presentan mayor eficiencia en el uso de nitrógeno y agua que las de tipo C3 (invernales), presentando mayor adaptación a suelos más pobres y a la sequía. Esto se confirma por el hecho de que en suelos más fértiles y profundos generalmente existe una contribución mayor de especies invernales. Otras de las causas implicadas en la escasa aparición de gramíneas invernales sería el manejo de pastoreo no ajustado (Carámbula, 1997).

Dentro de las gramíneas estivales, se destaca el género *Paspalum*, sobre todo la especie *Paspalum dilatatum*, muy difundida en los campos del Uruguay y de excelente producción, con la ventaja de estar adaptada a las condiciones ambientales y a las exigencias del pastoreo. Dentro del mismo género se encuentran treinta y seis especies en el país, algunas de gran interés como *Paspalum notatum*, entre otras (Del Puerto, 1969).

En suma, los campos naturales del Uruguay presentan características en común; baja proporción de leguminosas y baja relación de gramíneas invernales / estivales.

Según Rosengurt (1979), nuestro disclímax pastoril, con predominio de gramíneas adaptadas al pastoreo, es el resultado del efecto del pastoreo sobre una vegetación arbustiva y sub-arbustiva con pastos altos, que existían antes de la introducción de la ganadería por Hernandarias en 1614.

Los cambios producidos por la ganadería bajo pastoreo libre, han sido muy variables a través del tiempo en términos de presión de pastoreo y relación lanar / vacuno. Desde la introducción de los ganados, el pastoreo determinó que se establecieran comunidades vegetales en estados de equilibrios dinámicos, variables con las intensidades de utilización y con las especies de herbívoros que utilizan la pradera natural. La heterogeneidad de especies, hábitos de crecimiento y ciclos anuales, establecen nuevos equilibrios con las condiciones de los suelos y el clima, pudiendo reaccionar frente a variaciones en el manejo de los pastoreos (Boggiano, 2003).

En el Uruguay la relevancia económica del campo natural, radica en ser la base forrajera desde los comienzos de la ganadería, sobre la cual se sustenta la producción pecuaria (Boggiano, 2003). Esta producción se obtiene en sistemas pastoriles a cielo abierto donde el 68,5 % de un total de 16.357.298 ha son campos naturales (MGAP. DIEA, 2011). La superficie de campo natural disminuye en algo más de 980.000 ha, pasando del 80% en 1990 al 71,1% en el censo de 2000.

Los animales en pastoreo actúan sobre la pastura a través de la defoliación selectiva de las plantas, del pisoteo, de la deposición de heces y orina y de la dispersión de semillas. De estas actividades la defoliación es la que ejerce mayor poder modificador de las pasturas, actuando a través de la frecuencia, intensidad y distribución espacial y temporal en relación al estado fenológico de las plantas (Harris, 1990).

En términos generales, puede afirmarse que el estado general de conservación de la región biogeográfica uruguaya es vulnerable, presentando síntomas claros de degradación genética por pérdida de especies y/o ecotipos, invasión de especies foráneas, debido al pastoreo excesivo del ganado y la conversión de hábitats naturales para la actividad agrícola (Millot et al., 1987). El grado de degradación genética no es homogéneo a través de las diferentes regiones ganaderas, siendo el menor en la región de basalto y aumentando con la intensidad de la intervención agrícola y ganadera de las regiones (Boggiano, 2003).

Solo en las últimas décadas se empieza a tomar conciencia de los riesgos de los efectos de la explotación desmedida de los recursos naturales y sus consecuencias sobre el ambiente y la calidad de vida en el planeta. En el caso de las pasturas naturales, su conservación depende de la agregación del valor de otros servicios prestados que normalmente no son considerados. La preservación y calidad del agua, de los suelos, del paisaje, de los aspectos culturales y otros, no son valorados, quedando únicamente la renta originada de la venta de los productos animales como remuneración al productor. Y esa renta es baja pues el manejo a que están sometidas esas pasturas no les permite expresar su potencial productivo. Esto es consecuencia de un abordaje equivocado por parte de la investigación que solo recientemente ha adoptado una postura más analítica y explicativa de los procesos conducentes a la producción de forraje y al comportamiento de los animales en pastoreo, en sustitución del abordaje tradicional productivista (Nabinger, 2006).

Los campos naturales son la cobertura natural que protege nuestro territorio de la pérdida de suelo y fertilidad por efectos de la erosión; aseguran la existencia de cursos de agua limpios, evitando la contaminación de ríos y arroyos con partículas de suelo en suspensión; reducen el escurrimiento superficial de la lluvia, favoreciendo la percolación del agua que alimenta los acuíferos y contribuyen a mantener la composición atmosférica mediante el secuestro de carbono, absorbiendo metano y reduciendo las emisiones de óxido nitroso disminuyendo el efecto invernadero (Boggiano, 2003).

La otra pérdida de difícil valoración es la reducción de la biodiversidad, agravada por la ausencia de estudios que cuantifiquen y que caractericen con detalle la funcionalidad ambiental y utilidad de lo que tenemos. La heterogeneidad de ambientes de praderas naturales existentes en nuestro territorio, asociadas a las condiciones de paisaje, suelos, clima y manejo, aseguran la existencia de una amplia variedad de especies y ecotipos asociados a esa heterogeneidad temporal y/o espacial (Boggiano, 2003).

A pesar de su importancia como alimento bajo costo para la producción de rumiantes, en muchas de las regiones templadas el manejo de pasturas como cultivo es pobremente utilizado. Si el objetivo es aumentar el rendimiento total o mejorar la eficiencia económica de producción, intentos en mejorar el uso de la pastura demandan conocer detalladamente las limitantes de producción impuestas por el clima, la estación de crecimiento y el manejo del pastoreo.

2.2 FISIOLOGÍA DE LAS PLANTAS FORRAJERAS

2.2.1 Área foliar

El índice de área foliar, IAF (Watson, 1947), es la relación entre el área de hojas y el área cubierta de suelo por las mismas, y expresa la densidad de hojas de una determinada pastura en términos de superficie correcta. Williams (1980) por su parte define el índice de área foliar como la proporción de área de hojas en la superficie que soporta el crecimiento.

Las combinaciones de las variables morfogénicas 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 ($\text{IAF} = \text{área foliar/hoja} \times \text{número de hojas/macollo} \times \text{densidad de macollos}$) responsable de la intercepción de luz y por lo tanto de la producción de carbohidratos (Chapman y Lemaire 1993, Duru y Ducrocq 2000).

También se define el IAF óptimo como aquel capaz de interceptar el 95% de la radiación, donde el crecimiento foliar se torna lineal, coincidiendo con una tasa máxima de crecimiento de la pastura (Brougham, 1956).

Según Carámbula (1997), el IAF óptimo depende de cada especie y pastura, siendo mayor en gramíneas que en leguminosas, así como también es más bajo en aquellas gramíneas y leguminosas con mayor proporción de hojas horizontales.

Luego de alcanzado el IAF óptimo, la pastura crece a su máxima tasa, aumentando el IAF más allá de este valor óptimo. Esto resulta en que algunas especies muestran una disminución de la tasa de crecimiento hasta hacerse nula, no registrándose un aumento posterior en el rendimiento de materia seca por hectárea (Langer, 1981).

Cuando a una pastura se le permite acumular el máximo de material verde luego de éste comienza a estabilizar su producción debido a que se igualan la tasa de producción y muerte del material vivo (IAF techo, Hodgson 1990, Carámbula 1997). Afirmando este concepto Chapman y Lemaire (1993) señalan que el rendimiento máximo se alcanza cuando las tasas de producción bruta de los tejidos son igualadas por las tasas de muerte y no hay acumulación neta en términos de biomasa.

Esta producción techo de la pastura o producción máxima depende de la densidad de hojas, del número de hojas vivas por tallo y del tamaño de las

hojas. Dichos parámetros dependen del genotipo y de las condiciones medioambientales (Nabinger, 1997).

De acuerdo con Brougham (1956) en las pasturas formadas por varias especies el valor del IAF varía con el número de especies que componen la pastura y con los porcentajes de aporte de cada uno de ellas.

Según Carámbula (1977), la capacidad de intercepción de luz varía entre especies y cultivares, está más relacionada con la arquitectura (estructuras de crecimiento) que con el área foliar en sí.

Para Williams (1980), la estructura del follaje tiene gran importancia sobre la eficiencia fotosintética de la pastura producto de que se ha determinado que la estructura de la pastura en estado vegetativo es menos eficiente para utilizar la luz que cuando está en estado reproductivo; que las hojas jóvenes son más eficientes que las viejas, y que las hojas formadas con más luz son más eficientes que las formadas a la sombra.

La tasa de crecimiento (TC) se incrementa en la medida que aumenta la cantidad de energía luminosa absorbida por la planta, relacionada directamente con el área foliar presente (Smethan, 1981).

La duración de vida de las hojas permite determinar características esenciales de la dinámica de crecimiento de una pastura sometida a defoliación, al poder estimar el período corte-inicio de senescencia, donde la producción cosechable es equivalente a la producción bruta menos la senescencia, y la máxima cantidad de biomasa viva se hace equivalente al rendimiento “techo” (Chapman y Lemaire, 1993).

En condiciones donde el crecimiento no es limitante, el potencial de rebrote de una pastura está determinado con la velocidad de emisión de hojas. El tamaño de las hojas es igualmente determinado por la velocidad de aparición. La duración del período de elongación de una hoja es inversamente proporcional a su velocidad de elongación (Nabinger, 1997).

Desde el punto de vista de la pastura, Millot et al. (1987) señalan que el rebrote luego de una defoliación será el resultado de dos factores de importancia variable de acuerdo a características de las diferentes especies que la componen: el área foliar remanente y el nivel de sustancias de reserva.

Estos factores están íntimamente relacionados entre sí, dado que la acumulación de sustancias de reserva depende del proceso de fotosíntesis y ésta depende de la superficie de área foliar de las plantas (Carámbula, 2004). Cuanto mayor sea la proporción del total de la planta que quede después del pastoreo, más rápida será la recuperación de la misma (Smethan, 1981).

2.2.2 Sustancias de reserva

La capacidad de rebrote de una pastura está explicada principalmente por el área foliar remanente y las sustancias de reserva.

Como sustancia de reserva Nabinger (1997) considera a todo producto que es almacenado en los órganos más permanentes de la planta como son: la raíz, la base de los tallos, rizomas, la corona, etc. Dichos compuestos se encuentran bajo forma de compuestos orgánicos de diferente composición. Los azúcares, fructosanos y almidón son las sustancias de reserva más importantes, a pesar de que la celulosa y la hemicelulosa cumplen con la función de acumular reservas. Otras sustancias como las proteínas también pueden actuar como sustancias de reserva.

Estas sustancias cumplen un importante papel en la sobrevivencia de las plantas perennes puesto que aquellas capaces de almacenar grandes cantidades de carbohidratos son más aptas para sobrevivir durante períodos desfavorables. En esta línea Carámbula (1977) relacionó la cantidad de reservas en plantas con la sobrevivencia al invierno, al igual que demostró que plantas con bajos niveles de reserva eran más susceptibles a deficiencias hídricas.

Las sustancias de reserva no son almacenadas con propósitos determinados previamente (Carámbula, 1977). En términos generales, una parte de los productos de la fotosíntesis es utilizada para el crecimiento de los diferentes órganos, una segunda parte para satisfacer requerimientos fisiológicos y el resto se utiliza para la acumulación bajo forma de sustancias de reserva.

Por lo tanto, un exceso en el nivel de sustancias de reserva se debe a un crecimiento no realizado. Entonces si se exagera buscando altos porcentajes de reserva, se producirá poca materia seca, situación que ocurre con pastoreos infrecuentes y aliviados (Carámbula, 1977).

Vallentine (1990) sostiene que para mantener niveles adecuados de sustancias de reserva basta con dejar aéreas foliares apropiadas luego de los pastoreos, proveer suficientes áreas foliares antes de los períodos de latencia, así como demorar la defoliación al rebrotar las plantas después de períodos de estrés.

Bajo régimen de pastoreo o cortes, según las especies, las sustancias que se acumularon durante el crecimiento vegetativo van en aumento y una vez que se produce la defoliación estas reservas disminuyen al movilizarse hacia

partes en crecimiento (desarrollo y crecimiento de nuevas hojas) y también como sustrato para la respiración (Carámbula, 1997).

Cuanto más frecuente e intensa sea la defoliación, menor área foliar remanente tendrá una pastura y menos sustancias podrá acumular. Es así que las cantidades de sustancias de reserva disponibles en planta que han sido tratadas en las citadas condiciones, serán cada vez más escasas y probablemente insuficientes para la supervivencia de los macollos. Como consecuencia se producirá la muerte de cierta cantidad de macollos jóvenes o débiles, debido a que una parte considerable del material estructural de las mismas se descompone y transloca como asimilados para promover el desarrollo de nuevas hojas en las macollas más vigorosas (Carámbula, 2002).

Según Harris (1990), las reservas son más importantes para el rebrote en aquellas situaciones donde extremos climáticos retarden seriamente el crecimiento por períodos prolongados de tiempo. Resulta entonces imprescindible que las plantas entren a los períodos de estrés, reposo o latencia, con un nivel apropiado de sustancias de reserva, ya que una defoliación severa antes de dichos períodos puede afectar la sobrevivencia y el rebrote cuando se presenten condiciones favorables para el crecimiento (Carámbula, 2004).

Una alta capacidad de rebrote se asocia a un manejo de defoliación que permita mantener la pastura en estado vegetativo con un elevado nivel de reservas orgánicas, así como un área foliar suficiente como para que la fotosíntesis sea eficiente y sin carga de hojas envejecidas (Millot et al., 1987).

La altura de defoliación, puede afectar los sitios de acumulación de metabolitos necesarios para el rebrote ya que los mismos generalmente se encuentran en porciones accesibles al diente del animal, generándose un efecto mayor al de una simple remoción de hojas.

Desde otro punto de vista, Nabinger (1997) realiza un análisis donde tiene en cuenta que la planta cumple con un programa morfo-génico que establece un orden de prioridades para el carbono fijado a través de la fotosíntesis. En este la acumulación de reservas aparece como la última prioridad. Por lo tanto, es de suponer que en condiciones ambientales que maximicen el crecimiento de la parte aérea no habrá acumulo de reservas y que esto ocurriría cuando las condiciones no fueran favorables para el máximo desarrollo foliar, como ocurre en condiciones de deficiencia hídrica moderada o con temperaturas por debajo del óptimo.

La defoliación no sólo tiene efectos depresivos sobre la producción de hojas, de cada tallo o macolla, cuando se realiza de forma intensa y frecuente,

sino que también afecta el proceso de macollaje, provocando una disminución en la velocidad de aparición de macollas (Carámbula, 2004). La disminución es producto de la alteración del balance hidratos de carbono/ auxinas. Para la formación de macollas se requiere mayores cantidades de sustancias de reserva que para la formación de hojas.

Las auxinas producidas por los ápices de las macollas más desarrolladas deprimen el crecimiento de yemas nuevas. Esto es contrarrestado por un buen contenido de hidratos de carbono en la parte aérea de las plantas que el pastoreo al eliminar gran parte del tejido fotosintetizante hace disminuir los niveles de hidratos de carbono y basta con bajas concentraciones de auxinas para impedir el macollaje (Carámbula, 2002).

Otro efecto de la defoliación al disminuir la cantidad de sustancias de reserva, es su influencia en el ritmo de producción de raíces, donde el sobrepastoreo produce una reducción considerable en los sistemas radicales. En esta misma línea Milthorpe y Davidson (1966), demostraron que la defoliación provoca también una disminución en la absorción de nutrientes por parte de las raíces.

2.2.3 Puntos de crecimiento

La principal adaptación morfológica al pastoreo, es la posición del ápice del tallo, que se encuentra generalmente muy cerca de la superficie del suelo, por debajo del nivel alcanzado tanto por el pastoreo o por el corte. Gracias a esto la producción de hojas es continua, apareciendo hojas o macollos por encima de las consumidas (Langer, 1981).

El crecimiento de láminas y macollos parece estar interconectados en la mayoría de las especies de pastos estudiados, y presentan plasticidad fenotípica. Altas tasas de crecimiento de las láminas reducen las tasas de macollaje, alternando el ciclo ontogénico y alargando el filocrón, uno de los motivos puede ser el sombreado generado por esas láminas más grandes, aunque también se ve reducido el uso de sitios. Siempre que exista una intensidad de radiación adecuada para satisfacer las necesidades de carbohidratos, el uso del sitio es probablemente una respuesta a la calidad de la luz y la relación R/RL (Casal et al. Gautier et al., citados por Nelson, 2000).

El mecanismo para el uso del sitio se desconoce, pero se asocia con la capacidad para una rápida elongación del macollo para la elaboración del tallo visible del macollo. El destino posterior del macollo en términos de vida o muerte depende probablemente de la obtención de suficiente energía de la luz para darle al mismo una oportunidad razonable para ser independiente. El

enraizamiento del macollo también puede ser crítico. El principio de la conducción de la dinámica de tallos es la optimización del área foliar del follaje en relación a la intensidad de defoliación y los recursos disponibles, como la luz y el agua. Punto de crecimiento, meristemo, yema o ápice, son el centro de actividad principal y en ellos son determinados tanto el número de órganos productivos como su tipo (hoja, macolla, inflorescencia) y en cierto grado su tamaño final; así como no solamente provee una fuente de células para la producción de nuevos tejidos, sino que provee también sustancias estimulantes u hormonas que regulan el desarrollo de las plantas (Carámbula, 1997).

Sharman, citado por Carámbula (2002) hace referencia que el tamaño del punto de crecimiento el cual es determinado por el número de primordios foliares presentes varía con las especies, pero es constante para macollas de igual edad y bajo condiciones ambientales similares.

En pasturas templadas bajo pastoreo, es necesario recargar en el momento del alargamiento de entrenudos, ya que al ser eliminadas las yemas apicales en estado reproductivo, se logrará anular el efecto depresivo que las mismas ejercen sobre el proceso de macollaje, con lo que se consigue ampliar la temporada de pastoreo. Esto permite el crecimiento de macollas vegetativas existentes y la aparición de nuevas macollas primaverales, lo que podría asegurar la supervivencia de un número suficiente de ellas a través de sistemas radiculares amplios, que garantizan un buen rebrote y por consiguiente un buen potencial para los meses siguientes (Carámbula, 2004).

Según Rosengurtt (1946), en tapices naturales, integrados por numerosas especies con diversidad de ciclos, la distribución de la producción de forrajes estará determinada por la productividad de las especie y por el momento de iniciación reproductiva de las mismas.

Por otro lado, el crecimiento ocurre más rápidamente a partir de meristemos intercalares, seguido por primordios foliares desarrollados y por último las yemas axilares. Sin embargo, las yemas axilares aseguran la perennidad de los cultivos por su capacidad productora de nuevos macollos, en contraste a la limitada actividad de los meristemos intercalares, que permiten únicamente el crecimiento del fitómero. La tasa a la cual el área foliar se restablece luego de una defoliación, es función del número, tipo y localización de los meristemos de la planta (Briske, 1991).

Debido a estas razones dentro de los cambios que se producen en el desarrollo de las macollas, uno de los aspectos cuyo conocimiento es básico para el manejo de plantas forrajeras, es la altura a la cual se encuentran sus puntos de crecimiento en las diferentes épocas del año; teniendo en cuenta siempre que ellos se pueden encontrar a diferentes alturas de acuerdo con la

especie, la época del año, el hábito de crecimiento, etc., y que las plantas podrán mostrar un comportamiento diferencial a la defoliación de acuerdo a la altura a la cual se realice el pastoreo (lanar , vacuno) o el corte (diferentes máquinas cosechadoras, Armúa, 2013).

2.2.4 Macollaje

Las pasturas naturales del Uruguay, tienen una composición botánica variable entre regiones, pero con similar distribución entre tipos vegetativos (Rosengurtt, 1946), manifestando particular dominancia de gramíneas. Debido a esta particularidad, el proceso fisiológico del macollaje, es de vital importancia para el crecimiento de las pasturas. Dicho proceso comprende tanto el desarrollo de los puntos de crecimiento, como de nuevas hojas encargadas de realizar fotosíntesis.

La población de macollos por unidad de superficie de una pastura, está determinada por la densidad de plantas y por la velocidad de macollaje de las mismas. La densidad sería difícilmente manejable en pasturas naturales, en tanto la velocidad de macollaje es exponencial, siempre que ningún factor ambiental o intrínseco a la planta sea limitante (Carámbula, 2002).

Los factores que pueden afectar el macollaje son: carencia de nutrientes, principalmente nitrógeno, desbalance entre la fotosíntesis y la respiración debido a baja intensidad de luz y temperatura, y baja disponibilidad hídrica (Langer, citado por Carámbula, 1997), variando a lo largo del año estacionalmente (Carámbula, 1997).

La transición de estado vegetativo a reproductivo, implica los procesos de alargamiento de entrenudos e iniciación floral (Carámbula, 1997)

La iniciación floral indica no sólo la finalización del periodo útil como productor de hojas, sino el comienzo de la dominancia apical, teniendo el mismo un efecto negativo en el proceso de macollaje al inhibir la aparición de macollos. También se produce un porcentaje grande de mortalidad de macollos y una marcada inactividad de las raíces. La importancia relativa de estos efectos depende de la proporción de macollas fértiles de cada especie y de cada planta individual (Carámbula, 1997).

De acuerdo con Nabinger (1997), factores del medio ambiente que pueden favorecer el macollaje pueden a su vez tener un efecto negativo cuando el IAF aumenta y la competencia entre macollas aumenta.

Carámbula (2002) constata durante el transcurso del año, una competencia muy marcada por metabolitos y nutrientes entre macollaje,

formación de hojas y formación de semillas. La predominancia de cada proceso se rige por factores genéticos (sustancias de crecimiento) y factores ambientales (luz, temperatura, fotoperiodo y nutrientes).

La influencia negativa que se observa durante el proceso de macollaje sobre el crecimiento, podría deberse, según Carámbula (2002) a:

Inhibición ejercida por las inflorescencias en desarrollo y el alargamiento de entrenudos.

- Competencia por nutrientes.
- Competencia por luz.
- Competencia por agua.
- Acción de temperaturas elevadas.

Existe también migración de carbohidratos de los puntos de crecimiento hacia las fosas (inflorescencias, flores, entre otras), afectando negativamente la calidad por aumento de la lignificación en tejidos de sostén, mayor contenido de fibra y menor de proteína.

Por último y como aspecto positivo, hay un aumento del IAF óptimo a través de la elongación de entrenudos y vainas foliares.

2.3 ECOLOGÍA DE LA PRODUCCIÓN

El estudio de las pasturas naturales, debería analizarse teniendo en cuenta la totalidad de los componentes del ecosistema, entre estos los herbívoros, las especies vegetales, componentes bióticos del suelo, el ambiente físico que los contiene, y su interrelación. Los únicos factores del medio que no pueden ser modificados en la escala agronómica son la radiación y la temperatura. En la ausencia de otras limitaciones, la primera variable representa la oferta del medio y la segunda determina la demanda. Todos los demás factores como nutrientes, agua, etc., son posibles de ser manipulados a través de las prácticas agronómicas (Nabinger, 1997).

Las respuestas de las distintas plantas forrajeras a las variables ambientales no controlables es el primer paso para definir su potencial productivo (Nabinger, 2006). Eso supone una etapa en donde los factores controlables (agua y nutrientes) estén disponibles en niveles óptimos. De esa forma se podrá modelar las respuestas morfogenéticas (tasa de elongación de hoja, tasa de elongación de macollo o estolón y longevidad de la hoja) de

diferentes genotipos a variaciones en las condiciones de temperatura, radiación solar y fotoperíodo para explicar las variaciones en la velocidad de acumulación de forraje.

La vegetación de una región es determinada principalmente por factores climáticos que abarcan variables de temperatura, régimen pluviométrico, luminosidad y la interacción con el suelo. La nuestra se trata de una región de transición entre los ambientes templado y sub-tropical, bastante indefinida y con características tan específicas que permite afirmar que no existe un clima concreto sino simplemente un estado del tiempo (Carámbula, 1997).

Estas condiciones propias del Uruguay son aptas para el crecimiento de un amplio número de plantas forrajeras a lo largo del año, tanto de clima templado como subtropical, conformando así tapices muy complejos en cuanto a diversidad de especies y ciclos productivos.

Los factores ambientales no solamente afectan la producción, sino que hacen que la composición botánica de los campos naturales sea heterogénea y variable de acuerdo al área geográfica del país (Boggiano et al., 2002), el tipo de suelo (Rosengurtt 1943, 1979, Millot et al. 1987, Boggiano et al. 2002) y las prácticas de manejo de los potreros en los establecimientos (Rosengurtt 1943, 1946, 1979, Millot et al. 1987).

2.3.1 Temperatura

Los cambios estacionales en la temperatura ambiental son resultado de los patrones de movimiento de las grandes masas de aire, pero están determinados localmente por la llegada de radiación a la superficie del cultivo y el suelo. Durante períodos de alta radiación incidente en verano, estas superficies tienen una pequeña ganancia neta de energía mientras que en invierno tienen una pequeña pérdida neta de energía. Por la inercia térmica de la masa de suelo, los cambios estacionales en la temperatura promedio de la superficie y del aire cercano a esta ocurren un poco de retraso con respecto a los cambios estacionales en radiación incidente. Como resultado, las máximas temperaturas debajo del suelo ocurren luego de las máximas temperaturas en superficie. La temperatura mínima para el crecimiento de las gramíneas templadas es de 0°C, en tanto que las leguminosas producen muy poco por debajo de 5°C (Escuder, 1993).

La temperatura es la señal ambiental primaria que gradúa la demanda del programa morfogénico y la oferta del sistema de asimilación (Gillet, 1984).

En regla general, el efecto de la temperatura es más importante sobre la elongación de las hojas (respuesta exponencial) que sobre la velocidad de aparición (respuesta lineal). De esto resulta que el componente total de hojas aumenta con la temperatura (Lemaire, citado por Nabinger, 1997).

La temperatura no sólo afecta la tasa de aparición de hojas y su senescencia, sino también el tamaño y forma final de la hoja, incluso su tasa y duración de expansión. Con temperaturas más altas las hojas se extienden más rápidamente y tienden a ser más largas que anchas, llegando a tener una mejor área específica de lámina, y proporcionalmente más lámina que vaina (Mitchel, citado por Vallentine, 1990). Su mayor largo de lámina puede deberse a la mayor expansión celular y aumento en su tamaño que con respecto al número.

El número de macollos por planta o por unidad de área está determinado por la tasa y la estacionalidad de la aparición y muerte de macollos. La tasa de macollos es muy dependiente de la temperatura (Briske, 1991).

La tasa de extensión de la hoja en crecimiento es muy sensible a la temperatura, respondiendo a cambios en el muy corto plazo (minutos). El ancho de la hoja refleja el número de filas de células, y esto de hecho refleja la base de la circunferencia basal del ápice vegetativo aún en etapas de primordio. El crecimiento radicular, tiene un óptimo de temperatura menor que el de macollaje y por lo tanto, la relación parte aérea/raíz normalmente aumenta con la temperatura (Morley, 1978).

El clima tiene un efecto directo en la vegetación, por la temperatura e indirecto a través del suelo, por el agua disponible.

2.3.2 Régimen hídrico

La producción de forraje de una pastura depende de la disponibilidad de volúmenes adecuados de agua en el suelo. Estos volúmenes de agua son afectados básicamente por factores climáticos y edáficos, siendo fundamentales para que se cumplan eficientemente la mayoría de los procesos biológicos vitales en las células de las plantas, ya que estos deben realizarse en un medio acuoso (Kramer, citado por Carámbula, 1997).

Según Wilson (1973), las precipitaciones anuales son el factor más importante en la determinación de los límites de distribución de las plantas. Igualmente, su influencia puede variar en función de factores secundarios como son la distribución estacional e intensidad de la precipitación, la topografía, la

velocidad del viento, la permeabilidad y capacidad de retención de agua en el suelo, y la temperatura.

Desde el punto de vista agro-climatológico el régimen hídrico de un territorio no se puede caracterizar solamente en base a la precipitación, ya que depende también de la evaporación, infiltración, escurrimiento y capacidad de almacenaje de agua de los suelos. No obstante, la precipitación es un parámetro esencial del clima, ya que en último término es la fuente de agua más importante para el suelo (Durán, 1985).

En nuestro país, la pluviosidad alcanza valores entre 930 y 1300mm anuales en el sur y en el norte respectivamente, pero con una distribución estacional entre años muy irregular (Corsi, 1984).

No toda el agua almacenada en el suelo está disponible para las plantas. Se debe recordar que el agua del suelo está sometida a una serie de campos de fuerza que determinan su potencial y su movimiento en el mismo, ambos determinados por la capilaridad y la adsorción que se oponen a la salida del agua, lo que implica que no toda el agua que un suelo puede almacenar está disponible para las plantas (Sawchik, citado por Carámbula, 1997).

El agua disponible es aquella que se encuentra en un rango de presión tal que las raíces de las plantas son capaces de ejercer una fuerza extractiva mayor a la energía con la cual esta es retenida por el suelo logrando ser absorbida por ellas (Thien, citado por Carámbula, 1997).

Existen diferencias entre especies C3 y C4 en la eficiencia de uso de agua. Las C4 realizan un cierre particular de estomas, para la conservación del agua pero sin restricción de la fotosíntesis. Esto permite a las plantas producir mayor cantidad de materia seca por unidad de agua transpirada, que en las especies templadas. Deficiencias moderadas de agua, resulta en un crecimiento reducido de la pastura, pero el momento de ocurrencia del déficit, puede tener efectos más agudos si coincide con el momento de formación de macollos (Morley, 1978).

Sequías prolongadas, pueden provocar muerte de plantas, y si es acompañado por pastoreos severos, la cubierta vegetal se puede reducir sensiblemente (Millot et al., 1987).

Según Nabinger (1997) el déficit de agua provoca una disminución del crecimiento del índice foliar, o también se puede decir que determina una disminución de la cantidad de energía interceptada. La actividad fotosintética de una hoja puede ser controlada por la intensidad de intercambio gaseoso entre la atmósfera interna de la hoja y la atmósfera externa. Estos intercambios de gas

se efectúan a través de los estomas, cuyo grado de apertura depende en gran parte del grado de hidratación de los tejidos foliares.

2.3.3 Intensidad lumínica

El ambiente lumínico de una cubierta vegetal es normalmente muy heterogéneo. La parte superior del mismo recibe la totalidad de la luz incidente, disminuyendo esta exponencialmente con la profundidad dentro de los estratos foliares. La intensidad de la luz en una localidad determinada depende de la latitud, de la estación del año y de las variaciones diarias; la capacidad de una planta o cultivo para interceptarla depende del hábito de crecimiento, del ángulo de incidencia de la luz, así como de la transmisión de la luz a través de la trama de vegetación (Carámbula, 2002).

La producción de materia seca de una pastura en activo crecimiento está limitada por la utilización de la luz, dado que el efecto más importante de la intensidad de la luz está relacionado a la tasa fotosintética (Ludlow, 1976).

La base del crecimiento es la fotosíntesis, proceso por el cual las plantas forman sus carbohidratos a partir del dióxido de carbono atmosférico y agua en presencia de luz solar; con esto y junto con nutrientes minerales, nitrógeno y agua se forman todos los constituyentes de las plantas. Por esto, la cantidad de energía que recibe la pastura es de gran importancia en la producción de materia seca (Williams, 1980).

La competencia por la intercepción de la luz es importante e intensa durante el crecimiento de la pastura y por lo tanto la luz incidente, la capacidad de respuesta de la misma son uno de los factores más importantes para la producción y estabilidad de la pastura. El manejo del factor lumínico es de vital importancia para el rendimiento y persistencia de la pastura. Un determinado manejo de la defoliación estará entonces fijando un valor de luminosidad interceptada y consecuentemente determinará condiciones favorables o adversas para expresión del rendimiento, y a largo plazo su estabilidad y persistencia (Leconte, 1986).

Así, para la máxima producción se deben adoptar adecuados sistemas de defoliación manteniendo el mejor promedio de IAF para la sucesión de defoliaciones bajo condiciones no limitantes de agua y nutrientes.

En una pastura luego de una defoliación el sombreado entre hojas es mínimo y la fotosíntesis por unidad de área de hoja es máxima pero el crecimiento es bajo. Algo de la luz solar puede estar incidiendo en el suelo sin ser utilizada. A medida que empieza el crecimiento, aumenta el índice de área

foliar y aunque la fotosíntesis por unidad de área de hoja disminuya producto de un mayor sombreado entre ellas, la eficiencia de utilización de luz y la tasa de crecimiento aumentan (Williams, 1980).

Teóricamente las máximas tasas de crecimiento y rendimientos ocurren cuando la pastura se mantiene con el IAF óptimo. Sin embargo, las hojas disminuyen en eficiencia con la edad por lo que la pastura debe necesariamente ser cosechada periódicamente para prevenir pérdidas por senescencia. Asimismo, el valor nutritivo también disminuye con el aumento de la edad (Williams, 1980).

2.3.4 Nutrición mineral

El nitrógeno es el nutriente vital que limita la producción de forraje de todas las pasturas. Sin embargo, el fósforo es una de las principales llaves para resolver la disponibilidad de dicho elemento, a través de su efecto beneficioso sobre el crecimiento de las leguminosas. También contribuye a lograr una mejor eficiencia sobre el uso del nitrógeno aportado por ellas a las gramíneas asociadas o por el fertilizante nitrogenado a las gramíneas puras (Carámbula, 2002).

Existen tres fuentes principales para aportar nitrógeno a las pasturas:

- 1- Reciclaje por mineralización del suelo y residuos vegetales y animales. Este nitrógeno es producido gracias a la actividad de bacterias nitrificadoras sobre residuos vegetales y animales. Con la mineralización y el reciclaje no alcanza para reponer el nitrógeno extraído por las plantas, por lo que es incapaz de promover niveles altos de producción de las pasturas.
- 2- Aplicación de fertilizantes nitrogenados. Una buena pastura requiere para alcanzar una alta producción de forraje la disponibilidad de abundantes cantidades de nitrógeno. Para producir 10000kg de materia seca se necesitan 300kg/N/ha que deben ser provistos de la forma más eficiente y económica posible.
- 3- Asociación con leguminosas. El nitrógeno logrado mediante el proceso de simbiosis es transferido a la pastura por excreción directa desde los nódulos o por descomposición de raíces o nódulos cuando mueren las plantas. En Uruguay puede considerarse que por cada tonelada de materia seca producida por una leguminosa se fijan alrededor de 30kg de nitrógeno.

La respuesta de las gramíneas frente a distintos niveles de nutrientes se expresa en un mayor tamaño de hoja, aunque el mayor efecto se da en la

tasa de macollaje. Existe un mayor número de macollos a altos niveles de nutrientes (fundamentalmente nitrógeno pero también fósforo y potasio). Por lo que se producen más hojas determinando un aumento del área foliar de la planta.

Las gramíneas estivales (C4) realizan un aprovechamiento del nitrógeno más eficiente (Carámbula, 1997) lo que les confiere ventajas competitivas en situaciones limitantes frente a gramíneas templadas (C3).

2.4 PRODUCCIÓN DE FORRAJE

El funcionamiento de las pasturas como un sistema depende fundamentalmente de un flujo de energía cuya entrada en el sistema depende de la disponibilidad de la radiación solar. La captura de energía incidente depende de la superficie de captación (hojas), cuyo tamaño y eficiencia de transformación de energía solar en energía química depende de la disponibilidad de nutrientes asegurada por la absorción de las raíces y el reciclaje de nutrientes del sistema. El proceso de pastoreo afecta ambos procesos: el flujo de energía al remover superficies de captación; y el ciclo de nutrientes al acelerar la mineralización y la disponibilidad de nutrientes por medio del retiro a través de la producción animal (Nabinger, 1997).

La radiación solar cumple un papel fundamental, ya que el 90% del peso seco de la planta proviene directamente de la asimilación fotosintética del carbono, la fracción absorbida por el suelo representa tan solo del 6-9% del peso seco total de la planta (Armstrong, citado por Robson et al., 1988).

La productividad primaria es limitada básicamente por dos categorías de restricciones ecológicas. La primera respecto a la radiación solar que llega a la tierra, apenas el 45% de esta energía es efectiva para la fotosíntesis (PAR= radiación fotosintéticamente activa= 400-700nm) el 65% restante no es convertido en energía química, ósea no forma biomasa. La segunda categoría de restricciones que limitan la productividad primaria concierne a la disponibilidad de otros factores abióticos cuyo nivel puede impedir la máxima captación de energía, tales como agua, temperatura y nutrientes, que frecuentemente limitan el desarrollo de área foliar necesario para la máxima captación de radiación fotosintéticamente activa incidente (Nabinger, 1997).

Existe un dilema básico en la exploración de los ecosistemas pastoriles a través del uso de herbívoros y la imposibilidad de optimizar la conversión de la energía solar en producción primaria simultáneamente con una máxima eficiencia de cosecha (Parson et al., 1983).

El pastoreo severo asegura que la producción primaria sea efectivamente cosechada pero puede reducir la producción posterior por una subsecuente reducción en la captura de energía solar. Un pastoreo leve puede permitir la maximización de la producción primaria, pero una gran proporción de forraje no es consumida por los herbívoros y termina senesciendo (Colabelli et al., 1998).

Es necesario que se haga una distinción entre la producción primaria que corresponde a acumulación de biomasa de la pastura y la producción potencialmente recolectada, que corresponde con la biomasa presente en una planta en un determinado momento. Observando la cinética de acumulación de biomasa aérea de una pastura después de una defoliación, obtendremos una curva de crecimiento, donde en primera instancia, la curva corresponde la producción primaria porque las hojas más viejas fueron consumidas, pero en una segunda instancia se inicia la senescencia de las primeras hojas formadas. La producción cosechable resulta de la producción primaria menos la senescencia. Al final se da un equilibrio entre el nacimiento y la muerte de hojas, y la porción cosechable permanece más o menos constante. Estos parámetros dependen simultáneamente del genotipo y de las condiciones ecológicas. El número de hojas vivas por planta es una característica relativamente independiente de las condiciones de crecimiento (Nabinger, 1997).

La productividad primaria total representa el total de tejidos aéreos y subterráneos generados hasta un momento determinado. Esta productividad corresponde al flujo de entrada de carbono al sistema como vegetación. La productividad primaria aérea representa la elaboración de tejidos de la parte aérea que corresponde al proceso de consumo de carbono asimilado por los órganos aéreos. La productividad cosechable necesita también que se considere los procesos de senescencia y descomposición de los tejidos foliares. Desde la óptica de productividad animal, nos interesa la biomasa viva potencialmente consumible. Conocer los procesos de elaboración de la productividad primaria de las diferentes comunidades vegetales es el primer paso y etapa esencial para el correcto manejo de los ecosistemas forrajeros naturales o sembrados, teniendo en cuenta la sustentabilidad del sistema y optimizando la producción animal (Nabinger, 1997).

Hay dos características de la pastura esenciales para comprender el efecto del manejo en la producción. Primero, porque la pastura muestra una rotación rápida de tejidos, cualquier material que no se coseche pronto se pierde como material muerto. Esta rotación es el origen de una considerable pérdida potencial de producción (Parsons, 1980a).

En segundo lugar el autor señala que las hojas que son el tejido fotosintético de la planta, son las cosechadas predominantemente. Durante la estación las repetidas defoliaciones esenciales para cosechar parte de la pastura, inevitablemente reducen el índice de área foliar (IAF) y la intercepción del mismo, interrumpiendo la fotosíntesis y por tanto reduciendo la capacidad de producir hojas nuevas. Por esto, la manera en que la pastura es cosechada en cada ocasión tiene un profundo efecto en la cantidad producida así como también que tejido de los producidos es cosechado.

2.4.1 Productividad

La productividad potencial se define como aquella posible de ser obtenida cuando todos los factores modificables del medio son llevados a un nivel óptimo. En estas condiciones la productividad potencial es directamente dependiente de los factores modificables del medio. Cuando uno o más factores modificables del medio son mantenidos a nivel limitantes, la productividad real se ve reducida, en relación a la productividad potencial. El conocimiento de la productividad potencial es una herramienta indispensable para el estudio de los factores que pueden ser modulados por las prácticas agrícolas (Nabinger, 1997).

La captación de la energía lumínica es realizada por el aparato foliar, la proporción de energía solar incidente que es captada por la cobertura vegetal depende en primer lugar de la cantidad de forraje desarrollado que pueda captar esa radiación. El índice de área foliar, que definimos como la superficie del conjunto de hojas sobre una unidad de área de suelo, determina la eficiencia de intercepción de la vegetación. El crecimiento bruto total de la vegetación queda determinado por la cantidad de carbono fijado cada día. Para poder explicar de manera dinámica el crecimiento de la población vegetal es necesario analizar el destino del carbono fijado, particularmente su repartición entre las partes aéreas y de raíz, y dentro de la parte aérea la partición a hojas y tallos (Nabinger, 1997).

Según Nabinger (1997) la morfogénesis de las partes aéreas es por tanto un elemento fundamental a ser considerado porque la repartición de carbono para las hojas depende de la misma ($MST = EUR \times \sum PARa$). En ausencia de limitantes hídricas y/o minerales la eficiencia de uso de la radiación es máxima, habiendo poca variación entre especies de un mismo grupo metabólico.

- C3: $MST = 1.95 \times PARa$.
- C4: $MST = 2.5 \times PARa$.

2.4.2 Crecimiento y utilización

Crecimiento en la pastura se interpreta como: relación entre el desarrollo morfológico de la planta y las condiciones ambientales de temperatura, luz, nutrición mineral y agua afectando el desarrollo individual de hojas, macollos y plantas (Williams, 1980).

Para determinar la capacidad de pastoreo de un terreno se debe considerar: la productividad primaria y el porcentaje de la productividad neta que se puede extraer anualmente sin afectar la productividad futura. Es necesario utilizar una unidad de medida que sirva de referencia para ajustar la oferta de forraje con la demanda. Mott (1960) definió el término de presión de pastoreo como el número de animales por unidad de forraje disponible. La expresión esta medida en términos de materia seca disponible para cada 100 kg de pesos vivo por día. Es un parámetro que relaciona la planta y el animal y permite controlar la oferta por animal en el nivel pretendido, basado en la capacidad de consumo del animal, en función de su peso corporal.

La forma de utilización de las pasturas con animales varía en función de la frecuencia con la que se pastorea, es decir, del intervalo de tiempo entre un pastoreo y otro, del tiempo de pastoreo y de la intensidad con que pastorean. En un pastoreo continuo el área permanece con animales durante todo el año o parte de él, de modo que en este caso el intervalo entre pastoreo y pastoreo es cero. Esto no significa que las pasturas están siendo consumidas continuamente. La frecuencia con la que una planta es pastoreada determina la presión de pastoreo. En pasturas bajo pastoreo, las láminas son sometidas a defoliaciones discretas, cuya frecuencia e intensidad afectan en gran medida la fisiología de las plantas y, por tanto, la velocidad a la que se producen los nuevos tejidos foliares (Mott, 1960).

Las respuestas de las plantas individuales a la intensidad y frecuencia de defoliación implican procesos importantes a nivel de la interfaz planta-animal. A corto plazo, las respuestas fisiológicas relacionadas con la reducción del suministro de carbono resultante de la pérdida de área foliar limitarán la producción de tejido foliar; a largo plazo, las respuestas morfológicas permiten a la planta adaptar su arquitectura y escapar a la defoliación (estrategia de evasión (Briske, 1991). Así, la plasticidad de las plantas al ajustarse al régimen de defoliación juega un papel central en la regulación tanto de la tasa de producción de tejido foliar nuevo como de la accesibilidad de estas hojas a los animales de pastoreo.

Los objetivos de los sistemas de gestión del pastoreo son siempre intentar equilibrar la maximización de la producción de forraje y la optimización de la eficiencia del uso del forraje (Parsons et al., 1983).

A medida que aumenta la densidad de población, el aumento de la proporción de tejido foliar consumido determina una disminución en el flujo de senescencia foliar. La senescencia foliar está temporalmente ligada al crecimiento foliar y, en ausencia de defoliación, se alcanzará un equilibrio entre ambos flujos bajo condiciones ambientales estables. Supone que, para una producción máxima de forraje, se debe mantener, en la medida de lo posible, en la parte media y rápida de acumulación. Esto significa, evitar las defoliaciones demasiado frecuentes o severas, y evitar un intervalo de descanso demasiado largo entre defoliaciones (Parsons et al., 1983).

El equilibrio entre la tasa de crecimiento y la pérdida cambia con el tiempo, pero también se ve fuertemente afectado en cualquier momento por la forma en que se maneja el pasto y esto puede tener un efecto marcado en la forma de las curvas de acumulación sucesivas. La tasa de crecimiento de forraje determina el potencial de producción de la pastura, pero la cantidad actual consumida por los animales representa el potencial modificado por la eficiencia de utilización, y la distribución entre lo consumido y lo senescente (Parsons et al., 1983).

2.5 CARACTERÍSTICAS DEL MODELO MORFOGENÉTICO

La dinámica espacial con la que se generan y expanden las distintas estructuras vegetales es descrita por la morfogénesis vegetal. Esta comprende a la tasa de aparición de nuevos órganos (organogénesis), la tasa de expansión (crecimiento) y la tasa de senescencia y descomposición, procesos fuertemente condicionados por el ambiente (variaciones en temperatura, nutrición nitrogenada, agua, entre otros factores, Chapman y Lemaire, 1993).

Por lo tanto, la optimización de los sistemas de pastoreo no puede concebirse como la maximización independiente de la cantidad de producción de forraje o la ingesta de los animales, sino como el resultado de un compromiso entre los tres flujos de tejido foliar que circulan en pastoreo: crecimiento, senescencia y consumo (Parsons, 1980a).

En las gramíneas durante la etapa de desarrollo vegetativo dominan fundamentalmente dos procesos: el de formación de hojas y el de formación de macollos. El proceso de formación de hojas puede ser descrito en base a tres parámetros morfo genéticos básicos: tasa de aparición de hojas, tasa de mortandad de hojas (vida media foliar) y tasa de alargamiento de las hojas.

Dichos parámetros son determinados genéticamente e interaccionan con las condiciones ambientales bajo las cuales crecen y se desarrollan (Carámbula, 1997).

2.5.1 Tasa de aparición de hojas (TAH)

Se define como el intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo, este intervalo puede ser expresado en días, pero dada su estrecha relación con la temperatura puede ser calculado como suma térmica. Es decir que es el producto del intervalo en días por la temperatura media diaria del intervalo, llamándose filocrón y su unidad es grados días (Colabelli et al., 1998). Nabinger (1997) lo define como el intervalo de tiempo de aparición entre dos hojas sucesivas que se expresa con una sumatoria de temperaturas y es característica de cada especie.

La TAH de una especie definirá las características que determinan en gran medida la estructura y flujo de material de las pasturas, generando pasturas funcionales y de diferentes estructuras.

La velocidad de aparición de hojas es influenciada por factores como luz, temperaturas y aporte de nutrientes (Mitchell y Anslow, citados por Carámbula, 2004). En cuanto a la activación de yemas para crecimiento y desarrollo de las hojas y su elongación; el factor más determinante es la calidad de luz, o sea, la relación rojo/rojo lejano.

Según Carámbula (2002) la velocidad de aparición de hojas varía con la estación, donde, en invierno en especies templadas ocurre cada tres semanas con una longitud de vida de ocho a diez semanas, y en primavera y verano la aparición de hojas puede ser de menos de una semana con una longevidad de cuatro a cinco semanas.

2.5.2 Tasa de elongación foliar (TEF)

Es el incremento en longitud de lámina verde en un determinado incremento de tiempo (mm/día) o de suma térmica (mm/C⁰). La elongación foliar es la principal expresión de crecimiento de una hoja (Colabelli et al., 1998).

El crecimiento de láminas y macollos parecen estar interconectados en la mayoría de las especies de pastos estudiados, y presentan plasticidad fenotípica. El número máximo de hojas producidas por macolla es una característica definida genéticamente (Nabinger 1997, Carámbula 2002), en general para las gramíneas varía de siete a nueve en anuales y de catorce a

dieciséis en perennes. Dicho número es importante ya que el número de hojas vivas presentes en determinado momento, resulta de la velocidad de aparición y su vida media (Carámbula, 2002).

Cualquier factor que afecte la tasa de elongación foliar afecta la velocidad de emisión de hojas y, en consecuencia la velocidad de formación de yemas y producción de macollos.

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. 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 carbono, antes de que éstos sean limitantes (Ballaré et al., citados 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, Duru y Ducrocq, citados por Saldanha, 2009).

2.5.3 Vida media foliar (VMF)

Es el período transcurrido entre la aparición de una hoja y el comienzo de su senescencia. Las hojas tienen una vida limitada, siendo una característica estable para cada genotipo (Colabelli et al., 1998). Un aumento en la velocidad de aparición de hojas se acompaña de una reducción equivalente en su duración (Nabinger, 1997). Esto no quiere decir que el número de hojas por macollos sea siempre el mismo dado que los mecanismos de senescencia foliar en ciertas situaciones, como ser estrés hídrico o nitrogenado, pueden ser acelerados independientemente de los mecanismos de crecimiento foliar, lo que puede llevar a una ligera modificación del número máximo de hojas por macollo (Leconte, 1986).

La vida media de una hoja comprende un intervalo de tiempo entre la aparición de una hoja y el comienzo de senescencia de la primera, equivalente al número de hojas vivas que mantiene la macolla multiplicado por su filocrón. Por lo tanto, en días, la longevidad media de las hojas es mayor en otoño-invierno y menor en primavera-verano. El conocimiento de la duración de la vida media foliar de las diferentes especies componentes de una pastura permite hacer un manejo más eficiente de la misma y un mejor aprovechamiento por el animal (Lemaire y Chapman, 1996a).

La vida media foliar aumenta con la longitud del pseudotallo (Duru y Ducrocq, 2000) estando la tasa de aparición de hojas y su longevidad relacionadas negativamente lo que lleva a que el número de hojas/macollo sea bastante constante (Skinner y Nelson, Lemaire y Chapman, Parsons y

Chapman, Agnusdei y Assuero, citados por Saldanha, 2009). 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 et al., citados por Saldanha, 2009).

El conocimiento de la duración de la vida media foliar de las diferentes especies componentes de una pastura permite hacer un manejo más eficiente de la misma y un mejor aprovechamiento por el animal (Lemaire y Chapman, 1996a).

Según Fernández Grecco (1999) los tres parámetros morfo genéticos determinan las características estructurales de una pastura en estado vegetativo:

- Tamaño foliar, determinado por la relación entre la tasa de elongación de las hojas con la tasa de aparición de las hojas, debido a que para cada genotipo, la duración del período de elongación es una fracción constante del intervalo de aparición de hojas.
- Densidad de macollas, relacionada con la tasa de aparición de hojas, que determina la cantidad de sitios aptos para su aparición.
- Número de hojas vivas por macolla, resultante del producto entre la tasa de aparición de estas y su vida media.

Dado que existe una secuencia de aparición de hojas, especies con alta tasa de aparición foliar tienden a producir alto número de hojas cortas por macollo y una alta densidad de macollos, obteniéndose una pastura de estructura baja y densa (Lemaire y Chapman, 1996a). En estas especies o variedades, la detención del macollaje debido al auto-sombreado puede ser importante. La altura de una pastura es fundamentalmente determinada por la velocidad de aparición de hojas, la cual se muestra como la característica genotípica esencial en la morfogénesis y que debe ser conocida en cada genotipo para poder inferir sobre su potencial de macollaje (Lemaire y Chapman, 1996b).

Según Nabinger (1997), la temperatura provoca un efecto simultáneo sobre la velocidad de aparición de hojas y la duración de vida de las mismas, donde se observa una relación relativamente constante, al acelerar la velocidad de aparición se produce una disminución equivalente de su duración.

2.6 FACTORES QUE AFECTAN COMPOSICIÓN BOTÁNICA

“Investigaciones desarrolladas en campos degradados sobre suelos del litoral oeste uruguayo, indican que los períodos de descanso condujeron a cambios en la estructura en la pastura, sustituyéndose tipos funcionales postrados por erectos y permitiendo el aumento de las gramíneas invernales. Como se ha expresado la heterogeneidad y la riqueza florística es una de las principales características de los campos proporcionando la capacidad de recuperación luego de cualquier disturbio causado por el clima o el hombre, o su interacción” (Boggiano et al., 2006).

El manejo del pastoreo es el factor biótico de mayor importancia incidiendo de forma terminante en el estado de las pasturas naturales. Hay que precisar que un adecuado manejo debe buscar un equilibrio dinámico entre las especies que contribuyen la pastura a través de la eficiencia de supervivencia de las mejores plantas forrajeras (estabilidad) y la constancia de rendimientos especialmente en las épocas críticas (productividad). El buen manejo de las pasturas naturales depende en primer término de la posibilidad de reducir la superficie de los potreros (Carámbula, 1997).

El manejo integrado de pasturas como herramienta para la conservación y promoción de la biodiversidad, puede generar importantes beneficios económicos, ecológicos y ambientales constituyéndose en una importante herramienta de conservación, ya que los beneficios económicos y facilidades derivados de esa utilización puede generar incentivos para que las personas los conserven (Boggiano, 2003).

El régimen de defoliación es la mayor variable que influye en la respuesta de las plantas al pastoreo. Se lo define como la intensidad (cantidad de material vegetal removido) y la frecuencia (el número de veces que la planta es defoliada en un periodo) de defoliación (Guillen et al., citados por Zanoniani, 2009).

Bellini et al. (1994) trabajando en Paysandú encontraron que la mayor contribución relativa para el promedio de distintas frecuencias de pastoreo a lo largo del año fue para el grupo de las gramíneas (86,4%), seguida de las malezas menores (5,8%), malezas enanas (5,6%) y graminoides (2,2%).

Por otro lado encontraron que el comportamiento estacional en la posición topográfica de la ladera marca el máximo de producción en primavera debido a que las especies predominantes son invernales. Igualmente en ésta no hubo una respuesta clara a la producción de materia seca según distintas frecuencias de pastoreo posiblemente por alguna condición limitante (fertilidad, profundidad, humedad, etc.).

En este sentido, Peloché (2012) evaluando zonas de bajos y laderas concluyó que la composición botánica de los potreros mostró una fuerte asociación a la topografía y tipo de suelo sin detectarse una asociación clara entre manejos de frecuencia de pastoreo en la ladera posiblemente por la escala utilizada, parches de suelo y diferencia en profundidad relacionada a la utilización agrícola convencional anterior.

2.6.1 Frecuencia de defoliación

La frecuencia con que una planta individual es defoliada durante un período de pastoreo, es controlada por el ajuste del número de animales y de la duración del periodo de pastoreo. Los períodos de descanso en el ciclo de pastoreo proveen un control total de la defoliación (Hinnant y Kothman, citados por Iglesias et al. 1995).

La frecuencia de utilización depende de cada especie o de la composición de la pastura y de la época del año en que se realice, el elemento que determinará la longitud del período de crecimiento será la velocidad de la pastura en alcanzar el volumen adecuado de forraje, lo que teóricamente sería alcanzar el índice de área foliar óptimo (Brougham, 1956).

Relacionado al número de pastoreos o cortes (frecuencia de cosecha), a pesar de que cada especie posee un período de crecimiento limitado, cuánto mayor es el número de ellos, o sea la frecuencia, menor es el tiempo de crecimiento entre dos aprovechamientos sucesivos y por lo tanto más baja la producción de forraje de cada uno de ellos (Carámbula, 1997).

El intervalo entre defoliaciones es generalmente más importante que la severidad para determinar el efecto sobre la velocidad de rebrote (Fulkerson y Donaghy, 2001). Conocer el efecto del intervalo e intensidad de pastoreo sobre la productividad de la pradera, permite realizar un manejo apropiado, de modo que no se perjudique la persistencia y velocidad de rebrote de las especies forrajeras y con ello, utilizarlas de manera oportuna desde el punto de vista de rendimiento y calidad de forraje (Carlen et al., 2002).

El mayor rendimiento relativo de las pasturas sometidas a períodos prolongados de descanso, comparado con pasturas sometidas a períodos de descanso cortos o a un pastoreo continuo se debe a que las plantas tienen la oportunidad de reaprovisionar sus reservas en el primero de los manejos (Langer, 1981).

Por el contrario si los períodos de reposo son demasiado largos el crecimiento de la pastura también se reduce. La falta de luz en la base de los

macollos disminuye el macollaje y las hojas viejas residuales son fotosintéticamente menos activas. El sombreado que realizan los pastos altos puede disminuir la frecuencia de las especies estoloníferas (gramillas) y leguminosas presentes, con lo que el tapiz tiende a abrirse y perder densidad, siendo ocupados los espacios libres por malezas de mediano porte.

Así pues los descansos prolongados promueven las especies cespitosas, las especies arbustivas y las gramíneas de alto porte que son rechazadas por los animales. Este proceso termina por enmalezar y endurecer la pastura (Boggiano et al., 2005).

Para evitar o reducir el efecto de estos procesos, Boggiano et al. (2005) proponen el uso de períodos de descanso ajustados para cada estación y según las condiciones climáticas, debido a que estas actúan de manera diferencial sobre las distintas especies.

Por otra parte, una muy alta frecuencia de pastoreos determina una disminución del nivel de reservas y el peso de las raíces, lo que origina menor producción de forraje y rebrotes más lentos. Disminuciones marcadas de las reservas conllevan al debilitamiento de la planta, a mayor susceptibilidad al ataque de enfermedades y a la muerte (Formoso, 1996).

Incrementos en las cargas provocan un incremento en la severidad del pastoreo, y bajo pastoreos continuos, esto tiende a aumentar la frecuencia de defoliación de los macollos como unidad productiva de la pastura (Hodgson, 1990). Un incremento en la carga también reduce el área rechazada por los animales, por una alta demanda de alimento.

Por otro lado, en las gramíneas especies de porte postrado son las de mayores frecuencias de defoliación las que promueven rendimientos más altos (Reid, citado por Carámbula, 2010) mientras que en especies de porte erecto ocurre la inversa (Brougham, citado por Carámbula, 2010).

Los resultados del experimento de Campbell (1969) indican que para obtener el rendimiento máximo más importante someter a la pastura a un pastoreo intenso y bajo dejando un mínimo de rastrojo, y preservando al mismo tiempo un intervalo prolongado entre periodos de pastoreo, que tratar de dejar una cantidad importante de hojas residuales después de cada período de pastoreo (Smethan, 1981).

Existe una cantidad de factores que contribuyen al menor rendimiento en lugares donde el rastrojo remanente es alto. Primero, el rastrojo consiste en material más viejo, de menor eficiencia fotosintética. Los tallos, hojas y macollos tienen una duración máxima de vida limitada y una proporción de ellos mueren

y ocasionan una pérdida de MS antes de que se realice el corte siguiente (Smethan, 1981).

Según Valentine (1990) un manejo de pastoreo óptimo evita repetir, severas defoliaciones de forraje o tallos individuales sin un periodo de recuperación.

Dentro de la serie de efectos que la defoliación provoca debemos mencionar la incidencia sobre los cambios ocurridos en la cantidad de forraje verde/seco, el área de suelo descubierto y la predominancia y contribución de diferentes grupos funcionales.

Para facilitar el cúmulo de factores a tener en cuenta, Hodgson (1990) sugiere que la altura de la pastura es el indicador más útil para los propósitos de manejo, siendo esta la variable más simple para predecir la respuesta, tanto de la pastura como del animal (Armúa, 2013).

Por último si bien con el cambio en el manejo del pastoreo y el ajuste estacional de los períodos de descanso se obtiene un aumento en la productividad de la pastura, esta respuesta será dependiente de las características del suelo, del estado actual de degradación, de la frecuencia de especies deseables y del banco de semillas del suelo (Boggiano et al., 2005).

2.6.2 Intensidad de defoliación

La intensidad de pastoreo es la principal determinante de las variables morfogénicas que caracterizan el tamaño de la hoja y la densidad de macollos y en consecuencia, el índice de área foliar (Nabinger, 1996).

La intensidad de pastoreo es una variable clave con la cual se puede influenciar la estructura, la composición y con esto la biodiversidad de las pasturas bajo pastoreo (Dumont y Tallowin, 2011).

Con referencia al rendimiento de cada pastoreo o corte (intensidad de cosecha), el mismo está dado por la altura del rastrojo al retirar los animales, lo que no sólo afecta el rendimiento de cada defoliación, sino que condiciona el rebrote y por tanto la producción total de la pastura. En este sentido la mayor intensidad tiene una influencia positiva en la cantidad de forraje cosechado pero negativo en la producción de forraje subsiguiente (Carámbula, 1997).

Cada especie posee una altura mínima a la cual puede dejarse rastrojo sin que el crecimiento posterior sea afectado desfavorablemente. Así, las especies postradas admiten alturas menores de defoliación que las especies erectas, aunque estas últimas puedan adaptar parcialmente su crecimiento

hacia arquitecturas más rastreras como respuesta a un manejo intenso. Por esta razón para evitar inconvenientes y como recomendación general, las especies postradas pueden ser pastoreadas en promedio hasta 2.5cm y las erectas entre 5-7.5cm (Carámbula, 1997).

Un factor muy importante a tener en cuenta es que el rastrojo que se deje sea realmente eficiente, y para que esto suceda debe estar formado por hojas nuevas con porcentajes mínimos de mortandad, lo cual compensa temporariamente eventuales IAF bajos hasta que comiencen los nuevos rebrotes (Carámbula, 2004).

Para lograr una máxima producción por hectárea se debe evitar una defoliación tan severa que disminuya el crecimiento de la pastura. Pero, esta debe ser lo suficientemente intensa como para que la eficiencia de cosecha sea alta, disminuyendo las pérdidas de forraje por senescencia (Cangiano et al., 1996).

La continua remoción de hojas por los animales en pastoreo tiene un profundo efecto en la capacidad de fotosíntesis de las hojas remanentes. En pastoreos continuos y IAF bajos las nuevas hojas son producidas con alta luminosidad, sin ser sombreadas por las hojas más viejas y de esta manera se desenvuelven con una alta capacidad fotosintética (Woledge, 1978). En altas presiones de pastoreo muchas hojas son removidas, incluso hojas en fase de expansión. Así, una proporción importante de las hojas más eficientes fotosintéticamente son removidas y la capacidad fotosintética global disminuye progresivamente con aumentos de la intensidad de defoliación (Parsons et al., 1983).

Langer (1981) sugiere que el remanente consiste en material vegetal más viejo de menor eficiencia fotosintética, y parte del material senesce antes del siguiente corte; el material vegetal muerto o senescente del remanente intercepta inútilmente energía luminosa y sombrea las hojas verdes de manera que se reduce la tasa de rebrote; la iniciación de macollos también se enlentece mediante este sombreado.

Según Agnusdei et al. (2001), una remoción más intensa del forraje retrasó el inicio del sombreado, redundando en una mayor acumulación de forraje.

La combinación de alta frecuencia y alta intensidad de la defoliación puede resultar en una tasa de remoción de hojas equivalente al 10 por ciento por día, una tasa que no puede sostenerse durante un tiempo sin una marcada depresión en el crecimiento del forraje (Hodgson, 1990).

La carga animal que un campo soporta es consecuencia del potencial de producción de su vegetación (Boggiano, 2003), siendo ésta la principal responsable de la intensidad de pastoreo de las pasturas y condicionando la utilización de los recursos disponibles para las plantas.

Al fijar la carga animal se establece la demanda animal sobre la pradera y se afecta la oferta de forraje. Las respuestas estructurales y funcionales de las praderas naturales al incremento del pastoreo pueden ser muy disímiles y a veces opuestas (Paruelo et al., 2004).

Los trabajos de Brougham (1956) ilustran el efecto de la severidad de la defoliación sobre la restauración del IAF y la interceptación de la radiación. En el experimento se trabajó con una pastura con una altura media de 22cm defoliada con tres intensidades diferentes (12, 7.5 y 2.5 cm), los resultados muestran que la severidad de defoliación determinó una gran reducción en la cantidad de luz interceptada inmediatamente después del corte y también determinó un aumento en el tiempo necesario para que la pastura alcance un IAF óptimo. En el corte de 12.5 cm fueron necesarios apenas cuatro días para alcanzar el IAF óptimo, mientras que en los cortes de 7.5 y 2.5cm fueron necesarios 16 y 24 días respectivamente. Si consideramos condiciones favorables a las que son sujetas las pasturas en un sistema rotativo basado en un intervalo de tiempo fijo, se torna lógico pensar que tendremos pérdidas por senescencia, en cambio en condiciones desfavorables determinará que la utilización de la pastura sea antes de alcanzado el IAF óptimo.

Una defoliación en el momento del logro del rendimiento techo determina claramente la máxima producción de cosecha a pesar de que la tasa de crecimiento instantánea esté próxima a cero. Cuando el aumento de la biomasa de una pastura después de una defoliación es de tipo sigmoidea, como ocurre en una defoliación intensa, la máxima tasa media de crecimiento puede ocurrir después del momento de máxima tasa de crecimiento instantáneo y antes del logro del rendimiento techo (Parsons, 1980a).

2.7 EFECTO DE LA INTENSIDAD DE PASTOREO

La reacción de las pasturas a la defoliación es principalmente determinada por la posición de los órganos que lo componen en relación con la altura a la que se realiza la defoliación. En efecto, el éxito de las pasturas es atribuido a la ubicación de los puntos de crecimiento y las regiones meristemáticas normalmente por debajo del punto de defoliación, excepto durante su desarrollo reproductivo. La planta tiene dos opciones, reproducirse vegetativamente o a través de semilla. Una defoliación moderada remueve las porciones más viejas de la planta, tales como hojas totalmente emergidas y

hojas en desarrollo. Defoliaciones severas pueden remover todas las láminas emergidas e incluso partes del pseudotallo. El rebrote depende del brote de láminas nuevas que aún están en proceso de emerger desde la vaina. El crecimiento de estas hojas se da en la región basal del meristemo. Luego de que la lámina emerge totalmente, no hay más crecimiento (Parsons, 1980a).

Durante el ciclo anual de crecimiento, algunos ápices meristemáticos, de algunos macollos pasan a estado reproductivo, y su meristemo intercalar comienza a extenderse. El ápice que pasó a reproductivo, forma una inflorescencia terminal, que puede ser removida durante una defoliación. Una vez que el ápice reproductivo es removido el macollo muere, y el rebrote depende de la presencia de otros macollos con ápices intactos y/o en la producción de nuevos macollos.

Se sabe que los carbohidratos simples pueden ser translocados a tallos que no han sido defoliados y es razonable suponer que esto ayudará al crecimiento y a la recuperación de la pastura siendo el mismo más importante bajo defoliación continua, donde los tallos pueden ser pastoreados individualmente o en pequeños grupos, que bajo el manejo de pastoreo intermitente donde la mayoría de los tallos en un potrero pueden ser defoliados en un corto período. Luego de continuos cortes, como en el caso de la defoliación intermitente, el pastoreo tiende a concentrarse en los estratos superficiales. Así las posibilidades de defoliación son mayores para los tallos grandes que los pequeños. Como la hoja recientemente expandida es un contribuyente importante a la energía del tallo, su retiro puede tener consecuencias serias para el desarrollo continuado de la hoja (Parsons, 1980a).

La otra consecuencia de este patrón de pastoreo es que la probabilidad de defoliación de una hoja que ha dejado de alargarse disminuirá progresivamente con el tiempo porque tenderá a ser superada por hojas más jóvenes y porque pronto llegará a una etapa en la que los animales son reacios a pastorearla incluso si se expone. La principal excepción a esta generalización se da cuando los animales están obligados a pastar en campos nuevos, cuando es probable que se eliminen cantidades sustanciales de material senescente (Parsons, 1980a).

Cuando la producción de forraje excede la demanda, los animales tienden a concentrar su actividad de pastoreo en áreas particulares de la pradera y a ignorar a otras. Si luego de la defoliación, el remanente de tejido fotosintéticamente activo es suficiente para proveer a la planta sus necesidades, entonces la planta va a acumular peso inmediatamente después de la defoliación. Pero si la defoliación resulta en muy poco tejido fotosintéticamente activo como para alimentar a la planta, entonces la planta va

a experimentar un período con balance negativo de carbono, donde la misma perderá peso para formar nuevas hojas (Parsons, 1980a).

En la pastura es de suma importancia dejar suficiente área remanente para interceptar radiación incidente para hacer fotosíntesis y rápidamente recuperar y generar nuevos tejidos (Parsons, 1980a).

2.7.1 Reservas de carbono

Una planta que tiene superficie fotosintéticamente activa insuficiente para sus requerimientos de respiración y mantenimiento, debe tomar recursos de carbono disponibles en la planta, tales como carbohidratos hidrosolubles.

Sprague y Sullivan (1950) establecieron que los niveles de fructosa tanto en *Lolium perenne* como *Dactylis glomerata*, cayeron rápidamente luego de la defoliación. El retorno a los niveles originales fue lento, pero vuelto a los niveles normales entre 4-5 semanas. En este experimento tomaron como conclusión que las fructosas actuaron como sustancias de reserva, que se utilizan para el rebrote.

2.7.2 El rebrote y las raíces

No hay evidencia que demuestre que las raíces pueden proveer de carbono a los rebrotes en plantas no rizomatosas (Marshall y Sagar, 1965).

2.7.3 Cambios de estructura de la pastura durante el rebrote

Los principales cambios morfológicos mientras que la pastura acumula forraje luego de una defoliación son crecimiento en extensión del tejido, y el número de macollos.

El largo de las nuevas láminas es influenciado por el largo de la vaina de donde esa hoja emerge (Grant et al., 1981). Si la vaina fue dejada intacta durante el pastoreo, la hoja crece con un buen tamaño y a ritmos normales, en cambio si la vaina fue cortada en la parte superior, las nuevas hojas serán más cortas.

Durante la primavera y el verano, el largo de la vaina se incrementa, incrementándose así la producción de biomasa, y nuevas hojas aparecen sucesivamente aumentando su largo por arriba de la superficie del suelo, quedando en el estrato superior las hojas jóvenes y en el inferior senescen hojas más viejas (Jackson, 1976).

2.7.4 El rebrote en diferentes sistemas de defoliación

El pastoreo ofrece una herramienta clave para el manejo con la que se puede manipular la estructura y el valor de la biodiversidad. Bajas cargas benefician la biodiversidad de la pastura creando mosaicos de hábitats definidos por baja y alta vegetación con formas contrastantes de crecimiento e interacciones competitivas (Milchinas et al., citados por Dumont y Tallowin, 2011)

La riqueza de especies de plantas se ve favorecida por una reducción de la carga en ecosistemas con baja a media fertilidad de suelos (Kruess y Tschardtke, Louault et al. Poyry et al., citados por Dumont y Tallowin, 2011). Arbustos y pastos no competitivos aumentan su abundancia luego de una reducción en la carga en una pastura rica con baja fertilidad

Diferentes especies de ganado pueden tener diferentes efectos significantes en las comunidades de plantas (Grant et al. Loucougaray et al. Loidyi et al., citados por Dumont y Tallowin, 2011).

Las especies de herbívoros son un importante componente en la determinación de la dinámica de la vegetación puesto que tienen diferentes hábitos de alimentación (Rook et al., citados por Dumont y Tallowin, 2011).

La clave del mecanismo por el cual los herbívoros moldean la estructura de comunidades de plantas es a través de la defoliación selectiva, surge como resultado de la expresión de los herbívoros sus elecciones para la dieta. Pastoreo continuo selectivo de algunas especies puede alterar los límites de la comunidad de plantas y resultar en un mosaico de comunidades. Sin embargo los efectos del pastoreo selectivo en la competencia interespecífica dentro de la comunidad pueden ser suprimidos con altas cargas (alta intensidad de pastoreo), donde solamente las plantas que tengan mecanismos para evadir el pastoreo se mantengan inalteradas (Altesor, 2011).

2.8 EFECTO DEL MOMENTO DE CORTE

El conocimiento de las estaciones de crecimiento permite a los productores hacer coincidir los requerimientos de su rodeo con la oferta estacional según varía el crecimiento de la pastura. Una apreciación de los factores que limitan el crecimiento de estación a estación es esencial para evitar limitaciones de la producción por la carga o por manejo. En esta línea podríamos extender la estación de crecimiento o modificarla para beneficiarnos del patrón de crecimiento estacional (Holmes 1980).

El efecto de los cambios estacionales del ambiente sobre el crecimiento de la pastura es complicado por el progresivo cambio en el desarrollo de vegetativo a reproductivo. Este desarrollo está asociado a marcadas diferencias estacionales en que las plantas responden al ambiente, teniendo importantes consecuencias en la producción de materia seca.

El manejo que reciba el pasto también tendrá un importante efecto en la cantidad que crece, más importante aún para el productor el importante efecto que tiene sobre el grado en que la cantidad producida es cosechada.

2.8.1 Cambios estacionales en el ambiente

2.8.1.1 En el ambiente lumínico

El patrón estacional de radiación es prácticamente simétrico con el solsticio de verano por lo que el total de radiación recibida durante un período cercano al equinoccio de primavera difiere muy poco de la cantidad recibida en un período equivalente cercano al equinoccio de otoño. La intensidad de la luz en tanto es mayor durante el verano, donde tiene mayor magnitud y mayores horas de duración en relación a la intensidad en invierno. Es de mayor relevancia para la producción de pasto no tanto la cantidad de luz disponible sino la cantidad efectivamente interceptada por la pastura. Como ya fue mencionado anteriormente la interceptación de la luz depende del índice de área foliar, de las propiedades ópticas de las hojas y de la estructura del cultivo. El índice de área foliar y la estructura varían considerablemente durante el transcurso del año como resultado del estado de desarrollo y el manejo que reciban (Parsons, 1980a).

2.8.1.2 En el ambiente térmico

Los cambios estacionales en la temperatura ambiental son resultado de los patrones de movimiento de las grandes masas de aire pero están determinados localmente por la llegada de radiación a la superficie del cultivo y el suelo. Durante períodos de alta radiación incidente en verano, estas superficies tienen una pequeña ganancia neta de energía mientras que en invierno tienen una pequeña pérdida neta de energía (Milthorpe y Moorby, 1974).

Por la inercia térmica de la masa de suelo, los cambios estacionales en la temperatura promedio de la superficie y del aire cercano a esta ocurren un poco de retraso con respecto a los cambios estacionales en radiación incidente. Como resultado, las máximas temperaturas debajo del suelo ocurren luego de

las máximas temperaturas en superficie. Las variaciones en radiación incidente no sólo marcan los cambios de estación sino también existen marcados cambios en la temperatura a lo largo del día. Durante el día la temperatura de superficies interceptando radiación aumenta más rápido que la temperatura del aire y del suelo. Durante la noche esto se invierte dando lugar a complejos perfiles de temperatura dentro del cultivo y del suelo (Parsons, 1980a).

La máxima variación en temperatura se da en días soleados en la región donde más luz se intercepta (Peacock, 1975). De ahí que la temperatura no sólo dependa de la radiación diurna sino también del índice de área foliar y la estructura, ambos factores sumamente modificables por el pastoreo. En zonas templadas la principal causa que explica la marcada variación estacional en las tasas de crecimiento de la pastura son la radiación y la temperatura. La mayor acumulación de materia seca en primavera tiene lugar aún cuando el total de radiación incidente es similar al total en otoño y a pesar de que la temperatura promedio sea menor que durante un período con similar radiación incidente en otoño (Parsons, 1980a).

Así, al compararse con la misma temperatura, las tasas de crecimiento en primavera son mayores que en otoño (Anslow y Green, 1967). Sin embargo, el cambio en la productividad de la pastura coincide con la transición de las fases de desarrollo vegetativa a la reproductiva y está asociado a su vez con varios cambios importantes en procesos fisiológicos que alteran la respuesta de la pastura al ambiente.

2.8.1.3 Cambios estacionales en el metabolismo de carbohidratos

Muchas de las especies de gramíneas perennes desarrollan un patrón estacional de acumulación y utilización de carbohidratos. Carbohidratos de alto peso molecular como los fructosanos comienzan a acumularse al final del desarrollo reproductivo (Weinmann 1952, Pollock y Jones 1979) en los entrenudos basales. Cuando los macollos reproductivos senescen la acumulación de carbohidratos continúa en la nueva generación de macollos vegetativos durante el verano y el otoño.

Al inicio de la primavera la estrategia cambia de acumular a una de movilización. Es este período se acumulan temporalmente carbohidratos de bajo peso molecular (Pollock y Jones, 1979). Es sugerido que la movilización de reservas es evidencia de la transición de un período de conservación a uno de crecimiento.

2.8.1.4 Cambios estacionales en la respuesta de la expansión foliar

La temperatura es el mayor determinante de la variación estacional en las tasas de aparición y extensión foliar. El rol que tiene en la producción de materia seca estacional el cambio en la fisiología de expansión foliar puede ser entendido según los cambios en el balance de carbono de la pastura. Temprano en la primavera las bajas temperaturas limitan la tasa de expansión foliar aunque han empezado a aumentar. La radiación incidente también es baja por lo que la asimilación es baja y la expansión foliar es resultado inicialmente de la movilización de la reserva de carbohidratos (Parsons, 1980a).

Más tarde en la primavera aumenta el suministro de asimilados para el crecimiento foliar, sin embargo las temperaturas siguen siendo menores que a igual radiación incidente en otoño, factor que continúa limitando la incorporación en tejido foliar de estos asimilados. El incremento en la respuesta a la temperatura de la expansión foliar estaría jugando un importante papel aliviando esta restricción. Como resultado, la pastura mantiene considerables tasas de expansión foliar a pesar de las menores temperaturas (Parsons, 1980a).

2.8.1.5 Cambios estacionales en la fotosíntesis potencial de las hojas y la pastura

A pesar de la movilización de carbohidratos de reserva y el cambio en la respuesta a la expansión foliar puedan ser interpretados como la preparación para la fase reproductiva de la pastura en la primavera, la mayor acumulación de materia seca es resultado de una mayor retención de carbono. En estado reproductivo en primavera la pastura tiene mayor potencial para la fotosíntesis que en estado vegetativo en verano y otoño. Una razón para esta diferencia en capacidad fotosintética se corresponde con diferencias en la capacidad de fotosíntesis de las hojas individuales (Parsons, 1980a).

En estado vegetativo en verano y otoño las tasas máximas de fotosíntesis de las sucesivas hojas jóvenes totalmente expandidas disminuyen a medida que aumenta el índice de área foliar. Por el contrario, esta relación negativa no ocurre en pasturas cambiando a estado reproductivo en primavera por lo que el potencial fotosintético de hojas sucesivas va aumentando aunque crezca el índice de área foliar (Woledge 1978, Parsons y Robson 1980b).

El alto potencial fotosintético de las hojas individuales en la primavera tardía es atribuido a la elongación de los entrenudos del tallo que eleva los puntos de crecimiento colocando a las hojas jóvenes fuera de la sombra de las hojas más viejas (Woledge, 1978).

Sin embargo, existe aumento en el potencial en primavera antes de la elongación. Una posible explicación es el progresivo aumento de la temperatura combinado con el cambio en la respuesta a la expansión también por la temperatura dan lugar a una producción de hojas que se extienden más rápido y que son de un mayor largo con respecto a sus antecesores. Además es notable como las hojas producidas en macollos reproductivos tienen mayor área de hoja específica (proporción del área foliar en relación al peso). Esta inversión en carbono en agrandar la superficie fotosintética debe contribuir a acelerar el crecimiento en la primavera (Parsons, 1980a).

Cambios estacionales en la fotosíntesis potencial de hojas individuales no son las únicas determinantes de los cambios en el potencial de la pastura. Existen también cambios en la estructura (o arquitectura) del follaje. Durante un período de rebrote en estado vegetativo en verano y otoño las hojas comienzan progresivamente a ser más postradas. Disminuye el ángulo de las hojas y esto es más marcado en las capas superiores que se componen de una proporción creciente de hojas viejas cuyo potencial fotosintético ya ha disminuido fruto de su avanzada edad (Leafe, 1978).

La combinación de alto índice de área foliar y hojas postradas dan como resultado un uso ineficiente de la luz para fotosíntesis, particularmente cuando el potencial de esas hojas que interceptan la radiación es bajo. En contraposición, durante la primavera el aumento en el índice de área foliar se asocia a una estructura de follaje más erecto resultado del ángulo de las hojas y la elongación del tallo. Esto contribuye a una distribución uniforme de la luz sobre el área fotosintética y a mayor índice de área foliar resulta en una mayor eficiencia de uso. A medida que las hojas jóvenes se expanden cerca de la superficie del follaje el potencial de éste reflejará el alto potencial fotosintético de sus hojas más jóvenes (Parsons y Robson, 1980b).

2.8.1.6 Cambios estacionales en el balance de carbono de la pastura

La tasa de acumulación neta materia seca en el campo depende de la absorción de materia en la fotosíntesis bruta con su correspondiente tasa de producción de tejidos y simultáneamente de la tasa de pérdida de materia en la respiración y muerte de tejidos. La tasa de fotosíntesis bruta crece inicialmente mientras el área foliar crezca hasta el punto donde la pastura intercepta virtualmente toda la radiación incidente. Luego, la tasa de fotosíntesis bruta se mantiene constante o hasta puede disminuir como resultado de un menor potencial fotosintético de hojas jóvenes (Parsons, 1980a).

Una parte sustancial de la absorción de carbono en la fotosíntesis bruta es perdida por la pastura como CO₂ durante la síntesis y mantenimiento

respiratorio, pero el patrón de tejido bruto resultante se parece en términos generales al de fotosíntesis bruta. Como el tejido no senesce en el momento que es producido, existe un atraso antes que un aumento en la producción de tejido bruto de un aumento a la tasa de senescencia. Por lo que mientras la fotosíntesis bruta continúa aumentando, la tasa de senescencia continúa baja en relación a la tasa bruta de producción de tejido y la pastura hace una ganancia neta en peso vivo (Parsons, 1980a).

Sin embargo, éste mismo autor señala que cuando ya no quedan aumentos en la tasa de fotosíntesis bruta y en la producción bruta de tejido, la tasa de pérdida de materia por muerte se pone al día (senescencia). La tasa de aumento en peso vivo decrece y se alcanza inevitablemente el techo en peso vivo. Modelos matemáticos confirman que cambios estacionales en la radiación incidente juegan un rol importante en la producción de forraje estacional

Durante el desarrollo reproductivo existe un marcado cambio en la tasa de senescencia cuyo efecto es pronunciado en la producción de materia seca estacional. Tan grande es la tasa de síntesis de tejido en una pastura que una pequeña disminución en la misma mejora en gran medida la acumulación neta de materia seca. En estado reproductivo en primavera, el carbono invertido en hojas banderas y tallos elongados permanece por más tiempo en la planta que lo que estarían hojas en estado vegetativo, dando acumulación de materia seca en la pastura que de lo contrario contribuiría a la tasa de senescencia (Parsons, 1980a).

2.8.1.7 Cambios estacionales en la partición de asimilados

Cambios en la partición de asimilados entre los órganos de la planta contribuyen a diferencias estacionales en la cantidad y la proporción de la pastura a cosecha.

El patrón de crecimiento estacional de raíces ha sido descrito para muchas especies de pastos (Garwood, 1969). Cambios en la tasa de producción de raíces nuevas combinada con variaciones en la longevidad de las mismas resultan en fluctuaciones estacionales en la masa activa de raíces.

El período de producción más activo de raíces es la primavera. Al principio de ésta hay un aumento en el número de raíces adventicias cercanas a la superficie del suelo y al ir avanzando la estación la producción de estas últimas disminuye y aumenta considerablemente la tasa de elongación de raíces ya existentes y la cantidad de éstas elongándose en horizontes más profundos (Parsons, 1980a).

Existe una marcada disminución en la cantidad producida a mediados del verano pero la producción de raíces adventicias se reanuda durante el otoño. Estas raíces producidas en el otoño juegan un importante rol en la perennización de la pastura formando la base del sistema radicular para la población de macollos que entrarán en estado reproductivo la primavera siguiente (Parsons, 1980a).

A su vez Parsons (1980a) señala que existe una amplia similitud entre la producción estacional de raíces y tallos. Esto demuestra que muchos de los cambios estacionales en el crecimiento de ambos resultan de cambios en el total captura y retención de carbono por parte de la pastura, que determina la cantidad de asimilados a ser particionados, a diferencia del cambio estacional en la proporción de asimilados particionados entre las dos fracciones.

Medidas recientes de la partición de asimilados en pasturas establecidas indican que la proporción de asimilados para las raíces es baja (Parsons et al., 1983), y es típicamente menos del 15%. La inversión en raíces puede ser de hasta 50% durante el establecimiento de las semillas pero decrece luego (de 50% a 7%), hasta en plantas vegetativas en la medida en que el sistema radicular se establece y la pastura aumenta su densidad (Ryle, 1970). Esto es debido a que la vida activa del tejido radicular es mayor que el del tallo (Garwood, 1969), por lo que es necesaria una pequeña proporción de asimilados para mantener comparativamente una gran cantidad de masa radicular en una pastura establecida.

Sin embargo, los efectos indirectos hasta de un pequeño cambio en la partición de asimilados entre raíz y tallo son profundos. Durante períodos con bajo IAF un aumento en la proporción de asimilados retenidos en el tallo puede aumentar el área foliar y la intercepción de luz teniendo un considerable efecto en aumentar la producción. En pasturas vegetativas el efecto es limitado por adversas consecuencias de aumentar el IAF sobre el desarrollo de hojas fotosintéticas. Igualmente en la primavera la distribución de carbono dentro del tallo a los meristemas de tallos elongando sus entrenudos es elemental en mantener alto el potencial fotosintético de la pastura en estado reproductivo (Parsons, 1980a).

Finalmente, aunque todo el pasto sea potencialmente cosechable, en la práctica el índice de cosecha es determinado por la proporción de la pastura retirada por encima de la altura de corte o pastoreo. La partición de asimilados para elongación de tallos determina un marcado aumento en la proporción de la pastura por encima de los 5 cm. Estos cambios en la estructura contribuyen significativamente al potencial de rendimiento que puede ser alcanzado bajo pastoreo rotativo, pero el grado en el que es cosechado en general depende del manejo de la defoliación (Holmes, 1980).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 CONDICIONES EXPERIMENTALES GENERALES

3.1.1 Ubicación del experimento

El trabajo se realizó en la Estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni” (Facultad de Agronomía, Universidad de la Republica; Paysandú, Uruguay) ubicada sobre la ruta nacional No. 3, km 363. El experimento se localizó en el potrero número 13 A (La $32^{\circ}23'21.28''S$; Lo $58^{\circ}01'55.35''O$). El período de evaluación fue entre el 14/10/2015 y el 5/1/2016.

A continuación se presenta el croquis del potrero 13 A con sus cuatro subdivisiones marcadas según la historia de manejos previos de pastoreo (20, 40, 60 y 80 días de descanso entre pastoreos).



Figura 1. Croquis del área experimental, 80/60/40/20 Días de descanso.

3.1.2 Descripción del sitio experimental

Según la Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay (escala 1:1.000.000, Altamirano et al., 1976), el área experimental se encuentra sobre la Unidad San Manuel, perteneciente a la formación geológica Fray Bentos. Como suelo dominante presenta Brunosol Éútrico Típico (Háplico), superficial a moderadamente profundo de textura limo-arcilloso (limosa). Como suelos asociados se encuentran Brunosoles Éútricos Lúvicos, de textura limosa, Solonetz Solodizados Melánicos de textura franca y también Gleysoles húmicos.

El área abarca 2,2 ha subdivididas en 4 potreros, cada potrero viene con una historia de frecuencia de pastoreo cada 20, 40, 60 u 80 días de descanso.

3.2 ANTECEDENTES DEL ÁREA EXPERIMENTAL

En el pasado el potrero fue utilizado como chacra, fundamentalmente de trigo y remolacha, hasta el año 1978, fecha en que se realizó una siembra asociada de *Festuca arundinacea*, *Trifolium repens*, *Lotus tenuis* y *Trifolium pratense*. Con el pasar de los años sin nuevas intervenciones se regeneró el campo natural que actualmente clasificamos como campo natural restablecido por la presencia de especies tales como: *Heimia salicifolia*, *Coelorachis selloana*. A partir de 1989 y hasta la fecha, funciona un experimento que consta de cuatro potreros sometidos a distintas frecuencias de pastoreo (20, 40, 60, 80 días de descanso).

3.3 DISEÑO EXPERIMENTAL

El diseño experimental utilizado fue el de bloques completos al azar, con 3 repeticiones con 11 tratamientos correspondientes a los días de acumulación de materia seca (7-14-21-28-35-42-49-56-63-70-77-84)

Este diseño experimental se repitió en cada una de las parcelas correspondientes a las frecuencias de pastoreo (20-40-60-80)

Cada bloque consistía en 11 parcelas de 1m x 2m, en las que se aleatorizaron los tratamientos por sorteo, totalizando 22m² por bloque (ver anexo 1). Los tres bloques fueron instalados donde el suelo correspondía al Brunosol Éútrico de San Manuel, en la parte alta de cada potrero.

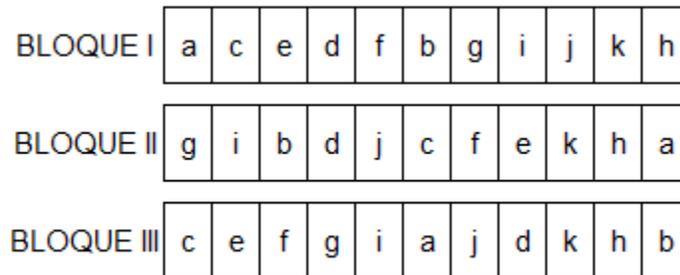


Figura 2. Croquis del área experimental para cada parcela de frecuencia de pastoreo.

3.4 BALANCE HÍDRICO

Para estimar el agua almacenada en el suelo durante el período de evaluación se realizó un balance hídrico diario, basándose en la metodología de Thornthwaite y Mather (Pereira, 2005).

Para el cálculo del almacenaje de agua del suelo se consideró la evapotranspiración potencial (ETp), las precipitaciones ocurridas durante el período (datos obtenidos de la Estación Meteorológica Automática de la EEMAC, Vantage pro 2, módulo LR, 2007, Davis Instruments) y la evapotranspiración del cultivo (ETc) obtenida corrigiendo el valor de evapotranspiración del cultivo de referencia (ET0) por el coeficiente de cultivo (Kc). El dato de Kc se aproximó al valor 1. El dato de lámina de agua para este suelo se estimó en base a Fernández, citado por Arce et al. (2013) teniendo en cuenta la composición granulométrica del suelo.

De acuerdo con la gráfica de agua disponible según tipo de suelo, cuánto más arcilloso es el suelo mayor potencial de matriz presenta y por ende mayor capacidad de retener más fuertemente el agua del suelo (ver anexo 2). Datos de la Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay escala 1:1.000.000 indican que en cuanto a la composición granulométrica del suelo Brunosol Eútrico Típico predomina la fracción arcilla y arena no habiendo grandes diferencias entre ellas, y en menor porcentaje la fracción limo.

3.5 METODOLOGÍA EXPERIMENTAL

La metodología se basó en la medición de forraje acumulado e identificación de especies. La misma fue llevada a adelante siguiendo el plan del experimento.

3.5.1 Producción de materia seca

Con los cortes semanales se midió la acumulación de materia seca. Iniciaron una semana previa al inicio de los cortes de evaluación, se realizó, un corte de homogenización, a la misma altura (2,5 cm) a la cual se trabajó posteriormente. Las muestras eran todas pesadas en base fresca y luego llevadas a estufa de circulación forzada de aire durante 72 horas a 60 °C, para lograr un secado homogéneo y total, registrando a su salida los pesos en base seca.

Se calculó también la tasa de crecimiento promedio para los distintos días de descanso dentro de cada antecesor; integrando a su vez datos de igual acumulación de días en distintas fechas dentro del experimento (ver en anexo 1. Plan del experimento: parcelas marcadas con una cruz más de una vez).

3.5.1.1 Corte máquina

El área de corte era una superficie de 1 metro de largo por 0,5 metros de ancho, dejando una altura de remanente de 2,5 cm. Esta área se lograba con un corte previo de la cabecera más la medida del metro a lo largo. El material recogido se colocó dentro de una bolsa plástica con su etiqueta para realizar los análisis de laboratorio.

3.5.1.2 Corte tijera

También se realizaron cortes con tijera de aro utilizando un marco de 0,2 m por 0,5 m a 2,5 cm de altura de manera de recolectar el material sin picarlo. Cada muestra incluía dos cuadros, uno a cada lado del corte con máquina.

Los cortes con tijera de aro fueron separados y clasificados según las siguientes categorías: láminas, tallos y vainas, leguminosas, inflorescencias, otras láminas (diferentes a gramíneas o leguminosas) y restos secos.

3.5.2 Composición botánica

Se midió la contribución de las cinco especies más importantes por apreciación visual a escala gravimétrica en cada una de las parcelas previo a los cortes. Para cada antecesor esta contribución se ordenó de manera decreciente en un ranking de especies por bloque.

3.5.3 Cálculo de la suma térmica (ST °C)

Se calculó la suma térmica como la sumatoria de las temperaturas máximas y temperaturas mínimas en el correr del día divididas entre dos para todo el período en estudio. Se utilizaron los datos de la estación meteorológica de la EEMAC.

3.5.3 Variables estudiadas

Las variables estudiadas fueron:

- especies dominantes.
- biomasa total en kg/ha en Base Seca (BS) (corte máquina).
- biomasa total en kg/ha en BS (corte tijera).
- láminas en kg/ha en BS (corte tijera).
- tallos y vainas en kg/ha en BS (corte tijera).
- láminas leguminosas en kg/ha en BS (corte tijera).
- otras laminas en kg/ha en BS (corte tijera).
- inflorescencias en kg/ha en BS (corte tijera).
- restos secos en kg/ha en BS (corte tijera).

3.6 HIPÓTESIS

3.6.1 Hipótesis biológica

La historia de frecuencia de pastoreo generó cambios en la composición final de la pastura, que determina modelos de acumulación de materia seca diferentes.

3.6.2 Hipótesis estadística

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

$$H_0: T_{20D} = T_{40D} = T_{60D} = T_{80D} = 0$$

$H_a = \text{al menos un } \tau_i \neq 0$

La hipótesis nula (H_0) refiere a que la acumulación de materia seca fue igual para todos los tratamientos, sin importar su frecuencia de pastoreo. Por el contrario nuestra hipótesis alternativa (H_a) resulta que al menos un tratamiento tiene diferente acumulación de materia seca.

3.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

La información se procesó y las variables respuesta fueron analizadas por medio del análisis de varianza con un nivel de significancia del 0,5 (%); mientras que para analizar su comportamiento se utilizó el método de análisis descriptivo del componente principal.

Siendo esta estudiados independientemente y como serie de experimentos cuando fue posible. Esta comparación resulta posible cuando hay homogeneidad de varianzas de los errores experimentales.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 DATOS METEOROLÓGICOS

A continuación se analizarán los datos de precipitaciones y temperaturas ocurridas durante el período en el cual se desarrolló el trabajo y se compararán con la serie histórica 2002-2014. Los mismos fueron tomados de la estación meteorológica de la Estación Experimental M. A. Cassinoni.

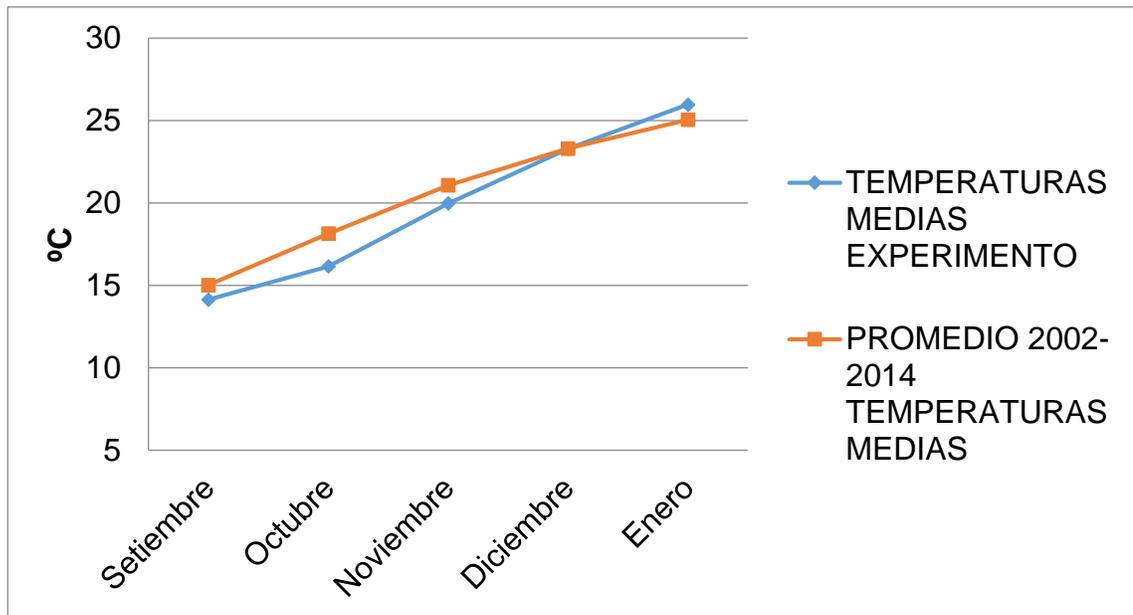


Figura 3. Temperatura media mensual en °C para el período experimental y promedio histórico 2002-2014.

Las temperaturas medias mensuales presentan diferencias con el promedio de la serie histórica. Estas variaron entre 14,1 y 26 °C, existiendo diferencias con el promedio entre 2002 y 2014. En los meses de setiembre y noviembre se registraron temperaturas menores en 1 °C a la media histórica mientras que en octubre fue de 2 °C. A diferencia de lo anterior diciembre coincidió con la media histórica y enero superó la media histórica en 1°C.

A su vez se presenta a continuación la amplitud térmica a lo largo del experimento con la temperatura promedio como referencia.

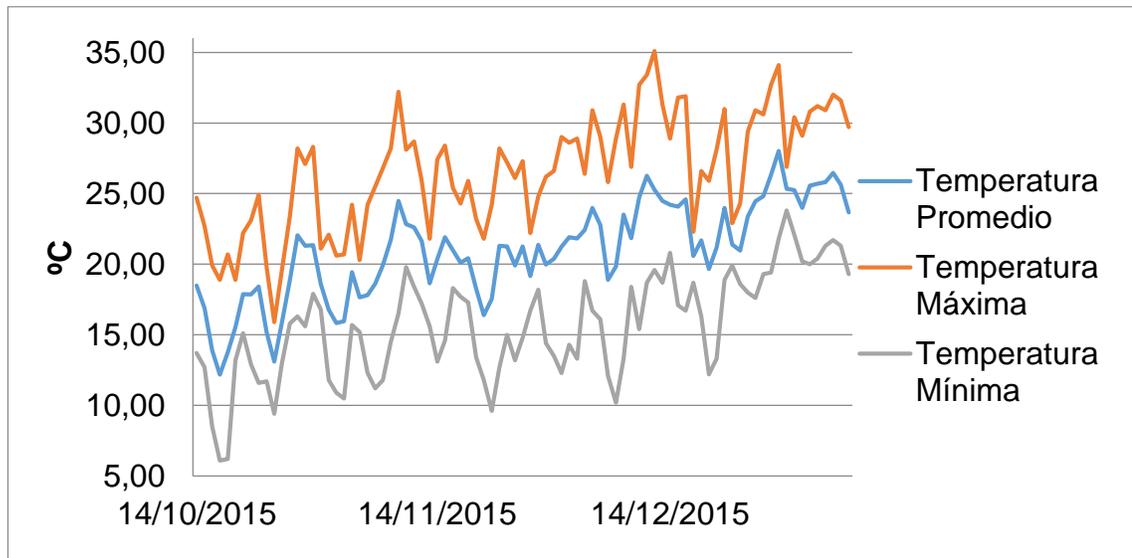


Figura 4. Temperatura promedio °C, máxima y mínima diarias para el período experimental.

Carámbula (1997) afirma que las especies estivales (C4) brotan con los calores primaverales, adquieren vigor desde octubre hasta diciembre y crecen en verano según la disponibilidad de humedad. Florecen desde octubre hasta abril, ofreciendo su máxima producción en otoño; y reducen su crecimiento con las temperaturas frías y heladas, deteniendo su crecimiento a 15 °C y teniendo un óptimo en 30 – 35 °C, siendo su reposo invernal definido y completo.

Podemos afirmar que durante el periodo de estudio las temperaturas promedio siempre fueron mayores a 15 °C, por lo tanto, inferimos que las especies C4 no presentaron limitantes en su crecimiento acercándose al óptimo para hacia el final del período.

Las especies con metabolismo C3, según Carámbula (1997), pueden llegar a crecer hasta con temperaturas de 5 - 10 °C, siendo su óptimo 20 °C. Su máximo crecimiento se produce en primavera, floreciendo desde septiembre hasta noviembre, pero reducen el mismo al mínimo en verano.

Según lo anteriormente expuesto las temperaturas medias registradas durante el período mencionado fueron óptimas para el desarrollo de especies C3.

Las precipitaciones en el período experimental, para los meses de setiembre, octubre, noviembre estuvieron por debajo del promedio, revirtiéndose esta tendencia para los meses de diciembre y enero (figura 5).

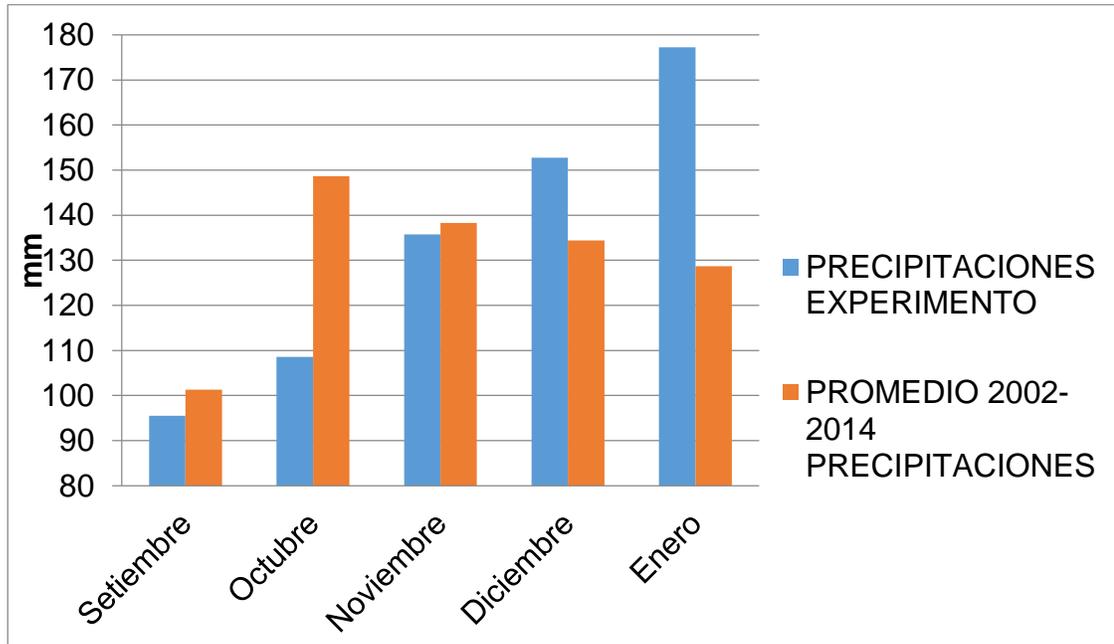


Figura 5. Precipitaciones mensuales acumuladas en mm durante el período experimental y para el promedio de 2002-2014.

Las mismas fueron utilizadas para estimar el agua almacenada en el suelo durante el período de evaluación a través de un balance hídrico diario, basándose en la metodología de Thornthwaite y Mather (Pereira, 2005).

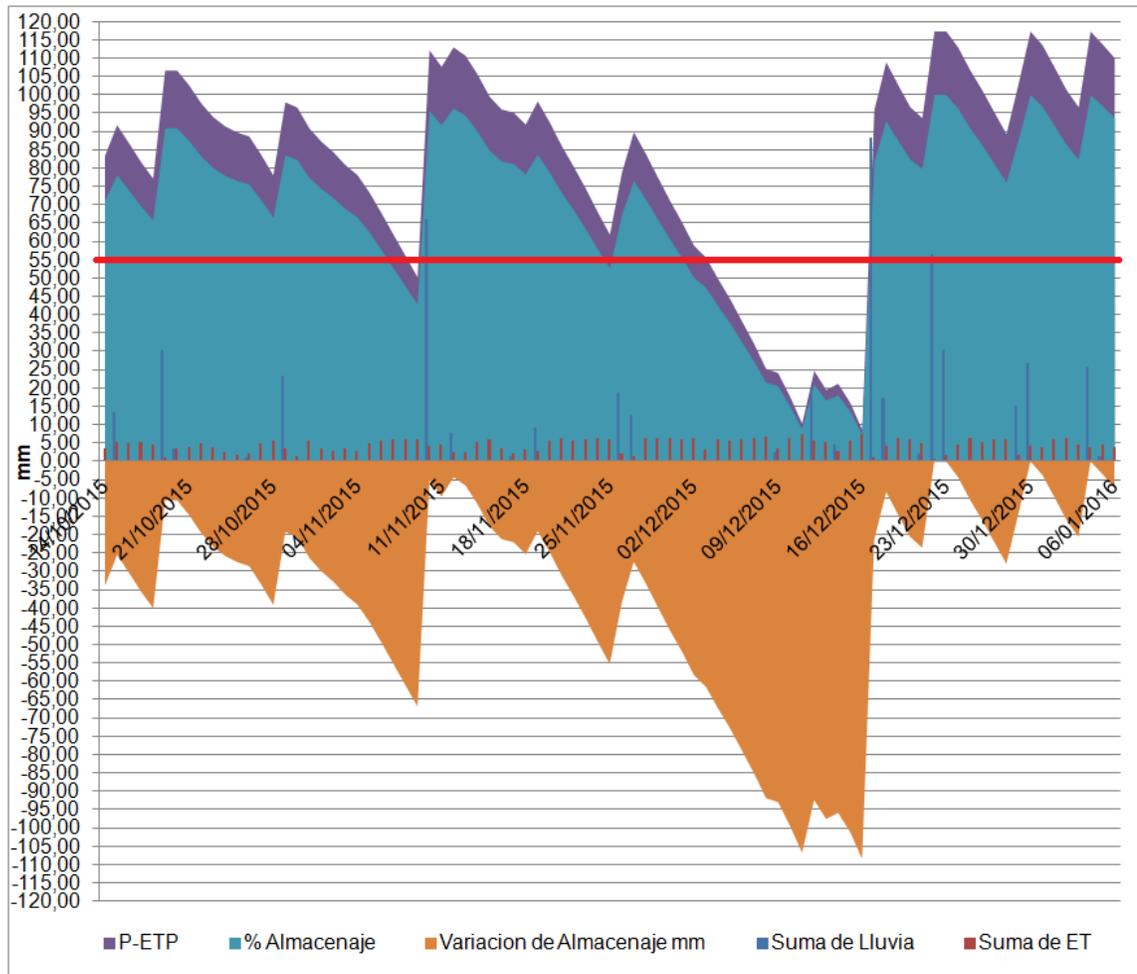


Figura 6. Balance hídrico diario en mm de agua, precipitaciones relacionadas con evapotranspiración potencial, variación en el almacenamiento como porcentaje y en mm de agua en la lámina, suma de las lluvias en mm y suma de la evapotranspiración del campo natural.

El período de condiciones hídricas más extremas se presentó del 9 de diciembre al 16 de diciembre, donde previamente se registró una abrupta caída del agua disponible en el suelo por debajo del 50%, sobrepasando el suelo su punto de marchitez permanente (PMP Brunosol Eútrico Típico: 18%; Durán, 1985) quedando el agua poco disponible para las plantas. Para el resto del período experimental se infiere que no hubo limitantes hídricas para el desarrollo de la pastura.

En líneas generales según los datos climáticos presentados podemos inferir que los mismos durante el periodo experimental no fueron una limitante considerable para el desarrollo de las especies presentes en el tapiz.

4.2 COMPOSICIÓN BOTÁNICA

Con el objetivo de asociar vegetaciones a los antecesores de historias de manejo, se realizó el relevamiento botánico a escala gravimétrica de las cinco especies de mayor presencia en las parcelas del experimento.

Los datos se analizaron por análisis de componentes principales, considerando la lista florística de las especies que obtuvieron el rango 1 (más frecuencia) en cada parcela de cada bloque y también con las frecuencias promedios de las especies.

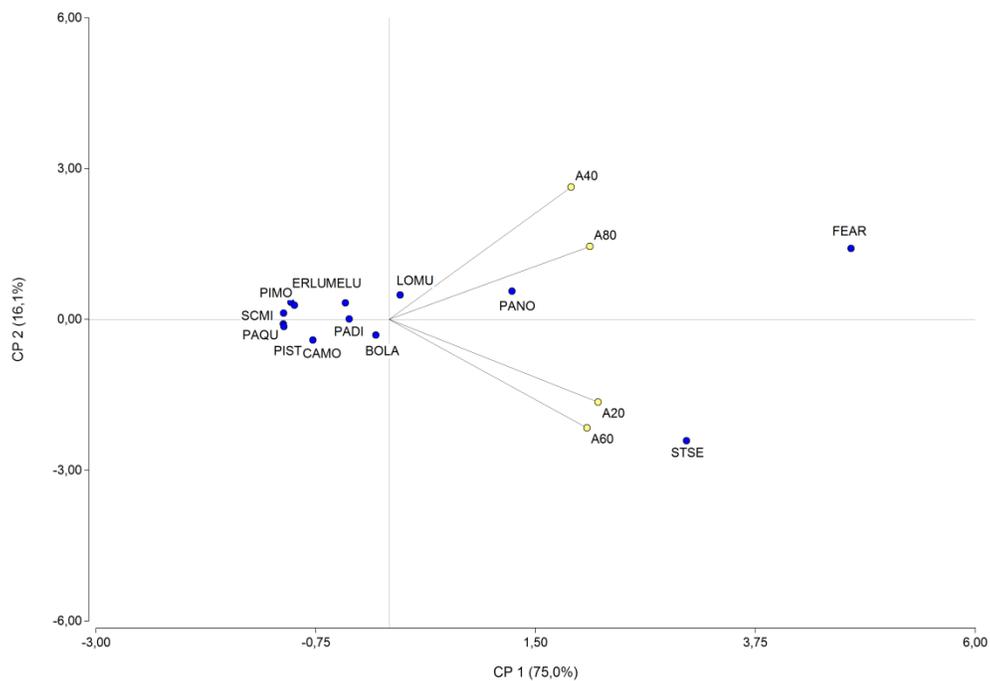


Figura 7. Análisis de componentes principales, considerando la frecuencia de predominio de cada especie según antecesor.

La variación total está explicada en un 91% en los dos ejes. Los antecesores 20 y 60 presentan asociaciones con *Stipa setigera*, mientras que los antecesores 40 y 80 lo presentan con *Festuca arundinacea* y en menor medida con *Paspalum notatum*. Esto indicaría que no hay una asociación entre el aumento de las especies cespitosas y aumentar los días de descanso y el aumento en frecuencia de las especies invernales producto de que en esta posición topográfica eran dominantes.

Asimismo se observó que *Festuca arundinacea*, *Stipa setigera* y *Paspalum notatum* son las especies más frecuentes. Bellini et al. (1994)

coinciden al encontrar que en la ladera *Festuca arundinacea* fue la especie más importante en todos los antecesores y por otro lado que *Paspalum dilatatum* no tiene respuesta a los antecesores al ubicarse sobre el eje.

Stipa setigera se beneficia tanto con altas como con menores frecuencias de pastoreo por lo que se asocia al par de antecesores 20 y 60. *Paspalum notatum* en tanto si bien se asocia al par de antecesores 40 y 80 se mantiene muy próxima al eje indicando que no es tan marcada la diferencia con los demás antecesores. *Bothriocloa laguroides* y *Lolium multiflorum* muestran su mayor contribución y frecuencia relativa en tratamientos intermedios.

Cuando se estudia por bloque, para ver si el efecto sitio (parcela aleatorizada) lograba que en algún bloque quedarán los antecesores 20 y 40 juntos como era de esperar, se ve que las distribuciones no dependen de los antecesores de la misma forma en cada bloque, producto del efecto sitio. Por lo tanto, no se puede establecer estadísticamente una tendencia que compruebe lo biológicamente esperable en cuánto a sustitución de tipos funcionales.

De todas maneras, no se estudió toda la composición botánica, sino la especie que aparecía en primer lugar del ranking en cada bloque de cada antecesor, o sea, aquella con mayor frecuencia.

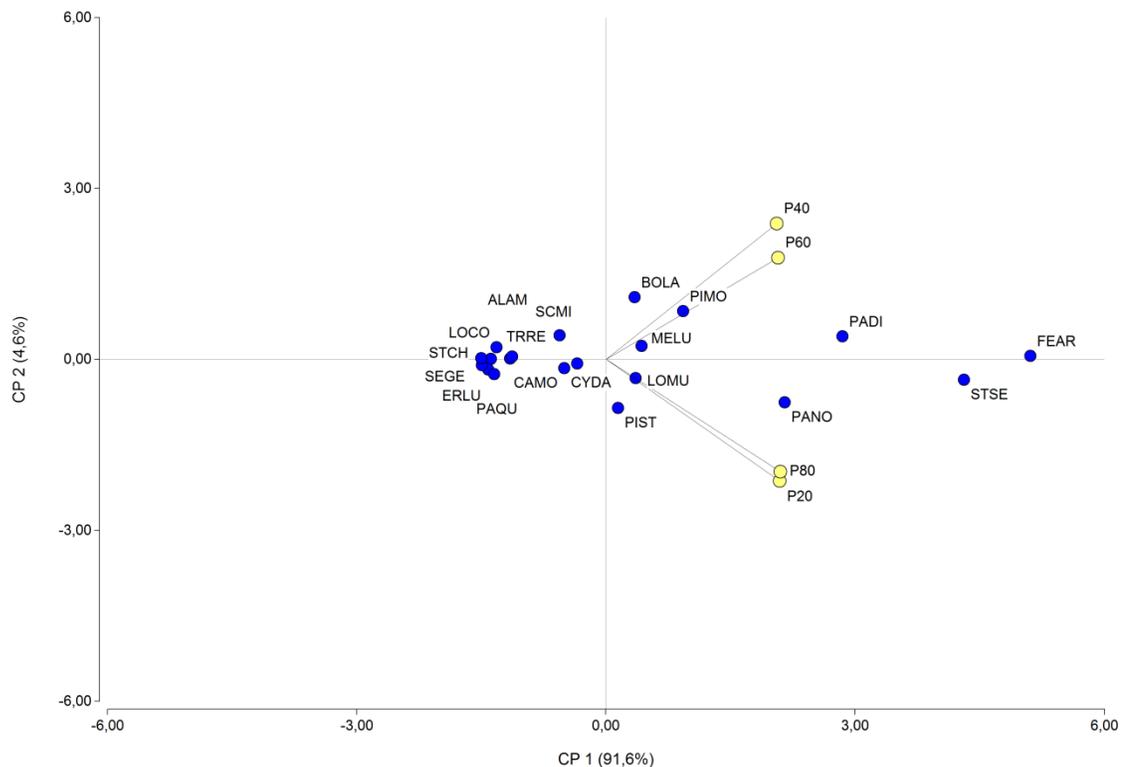


Figura 8. Análisis de componentes principales promedio, considerando la frecuencia de predominio de cada especie según antecesor.

El análisis de componentes principales usando los promedios de la composición botánica de los 3 bloques para los 4 antecesores resume el 96,2% de la variación. Si bien cambian los patrones de asociación siendo 20 y 80 diferentes de 40 y 60, la mayoría de las especies se acerca al eje central indicando que la diferencia entre estos grupos de socios en realidad es baja.

En el conjunto entonces, no se encontraron elementos claros para asociar la composición botánica a historias de frecuencias de pastoreo para esta posición topográfica, tipo de suelo y clima.

4.3 CURVAS DE ACUMULACIÓN DE MATERIA SECA SEGÚN FRECUENCIA DE PASTOREO

4.3.1 Corte con máquina

Con el corte con máquina la muestra recolectada no puede diferenciarse entre plantas ni por fracciones por lo que su análisis resulta general.

4.3.1.1 Acumulación de materia seca promedio

A continuación, se presenta la acumulación de materia seca promedio en kg/ha para las cuatro historias de frecuencia de pastoreo en función de los días de crecimiento.

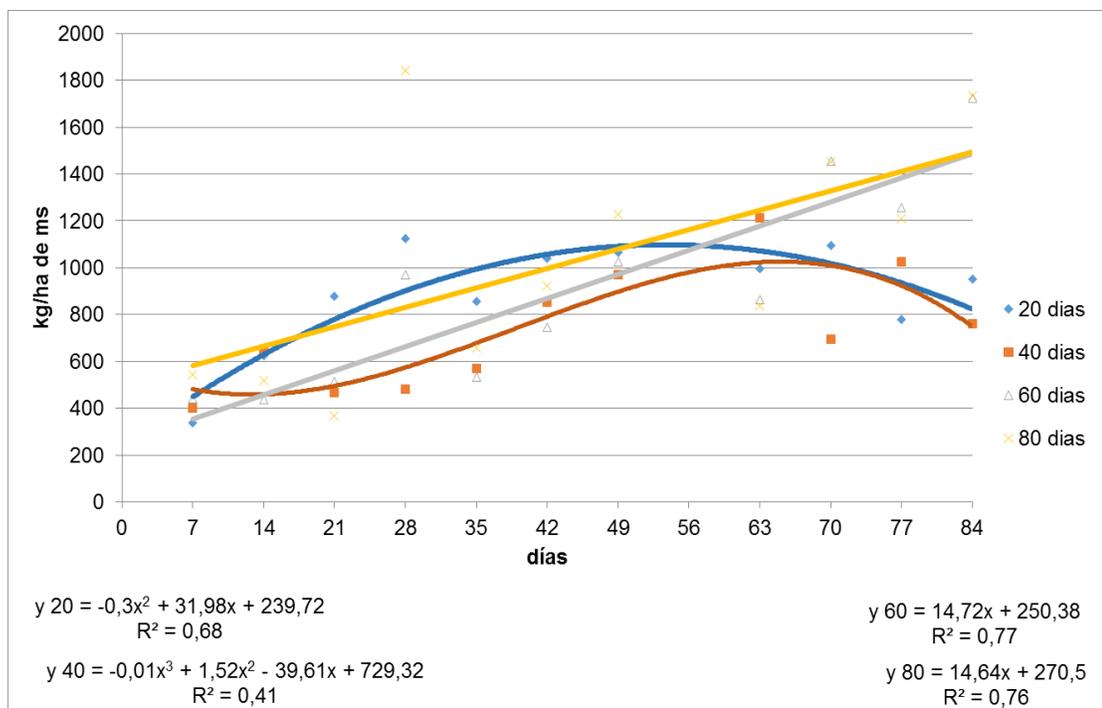


Figura 9. Acumulación de materia seca promedio en kg/ha para el corte con máquina según historia de frecuencia de pastoreo.

Se observa un comportamiento diferencial entre antecesores. Para el antecesor de 20 días la curva ajustó con un modelo cuadrático, presentando un R^2 de 0,74 y un p valor de 0,005. El antecesor 40 días ajustó a una función polinómica de tercer grado, presentando un R^2 de 0,67 y un p valor de 0,01.

Tanto el antecesor 60 como el 80, las funciones ajustaron lineales, presentando un R^2 de 0,77 y 0,076 un p valor de 0,0002 y 0,0007 respectivamente.

La historia de manejo del pastoreo con 20 días de descanso en las primeras semanas presenta mayor acumulación de materia seca por la estructura de su tapiz alcanzando antes al IAF óptimo que la historia de manejo 40 que demora más tiempo en alcanzar IAF óptimo. Ambos tapices se pueden haber visto afectados por las restricciones hídricas a los 60 días de comenzado el experimento.

Para las historias de frecuencia de 60 y 80 días de descanso se encontró un tapiz mejor estructurado, menos denso, y que no llega a alcanzar el IAF óptimo, plantas individuales más grandes con mayor exploración radicular.

Los ajustes de las curvas permiten comparar únicamente los antecesores 60 y 80 mediante intervalos de confianza, quedando 20 y 40 sin comparación por ajustar a modelos diferentes.

El análisis de regresión para las curvas de los antecesores nos indica que no hay diferencias estadísticas entre 60 y 80, al compararlos por sus intervalos de confianza el coeficiente B_0 de los ajustes puede encontrarse dentro de cualquiera de las rectas.

Cuadro 1. Intervalos de confianza del ajuste lineal de los antecesores 60 y 80.

Intervalos de confianza ajuste lineal		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
60	9,12	20,33
80	8,35	20,93

Esto permite estimar una función promedio entre 60 y 80 como antecesor, ajustando la misma al siguiente modelo lineal: $y_{60-80} = 13,284x + 375,51$ con un $R^2 = 0,78$ y un p valor significativo menor a 0,0001. Esta respuesta indica que en el período en estudio se acumula 13,3 kg/ha de materia seca por cada día.

El ajuste para el antecesor 20 días de descanso fue cuadrático significativo al 5% diferenciándose del resto de los antecesores

En el corte con máquina, la respuesta general al aumento del período de descanso es el incremento en la acumulación de materia seca, coincidiendo

con lo reportado por Boggiano et al. (2006) cuando se pasa de 20 días de descanso hacia pastoreos menos frecuentes.

En este mismo sentido, Ayala y Bermúdez (2005) encontraron que a medida que se extiende el período de descanso desde 30 a 90 días la producción de materia seca se incrementa; señalando que la frecuencia de defoliación afecta significativamente los rendimientos en todos los años evaluados, así como al total acumulado en el año.

El mayor rendimiento relativo de las pasturas con períodos prolongados de descanso comparado a pasturas con períodos de descanso cortos o pastoreo continuo, es resultado de que las plantas tienen la oportunidad de reaprovisionar sus reservas cuánto más largo sea su período de descanso (Langer, 1981).

El rebrote luego de una defoliación, será el resultado de dos factores de importancia variable según las características de las especies que componen la pastura: el área foliar remanente y el nivel de sustancias de reserva (Millot et al., 1987).

Igualmente, períodos de descanso demasiado largos reducen el crecimiento de la pastura por falta de luz en la base de los macollos disminuyendo el macollaje y por hojas viejas fotosintéticamente menos eficientes. El sombreado de pastos altos tiende a abrir el tapiz perdiendo densidad y liberando espacios para que colonicen malezas de mediano porte (por ejemplo *Baccharis trimera*).

Para el antecesor 20 el máximo se ubica en 1098 kilogramos de materia seca por hectárea a los 53 días de descanso. La producción máxima depende de la densidad de hojas, del número de hojas vivas por tallo y del tamaño de las hojas. Estos parámetros al depender del genotipo están íntimamente ligados a la composición de especies favorecidas por una alta frecuencia de pastoreo y a las condiciones medioambientales que no limitaron (Nabinger, 1997).

El antecesor 40 en tanto, alcanza su máximo desfasado del antecesor anterior reforzando la idea de que el cambio en la composición botánica que generan los antecesores determina modelos de acumulación de materia seca diferentes. La extensión del período de crecimiento será lo que tarde la pastura en alcanzar el volumen adecuado de forraje determinado por el IAF óptimo (Carámbula, citado por Armúa, 2013), luego de éste se desacelera el crecimiento.

Según estudios anteriores realizados sobre el mismo potrero y en condiciones similares se apreció un aumento en la producción del campo hasta

los 40 o 60 días en la ladera y luego una caída en los tratamientos con mayores intervalos entre pastoreos según el año (Peloche, 2012), por el contrario en el presente experimento no se constató la tendencia citada por dichos autores, sino que los antecesores 60 y 80 alcanzaron los rendimientos más altos.

Coincidiendo con nuestros resultados, Bellini et al. (1994) observaron que la producción media en materia seca se incrementa con el aumento de los intervalos entre pastoreos, esta respuesta a intervalos de descanso mayores se debe a un tapiz dominado por especies cespitosas que se optimizan con un IAF óptimo mayor, al encontrarse en un suelo de alta fertilidad y condiciones hídricas favorables.

4.3.1.2 Tasa de crecimiento promedio

La tasa de crecimiento promedio fue definida como los kilogramos de materia seca promedio producidos en una hectárea por día considerando el promedio de acumulaciones independientemente de cuándo hayan ocurrido. Su evolución durante el experimento se presenta a continuación.

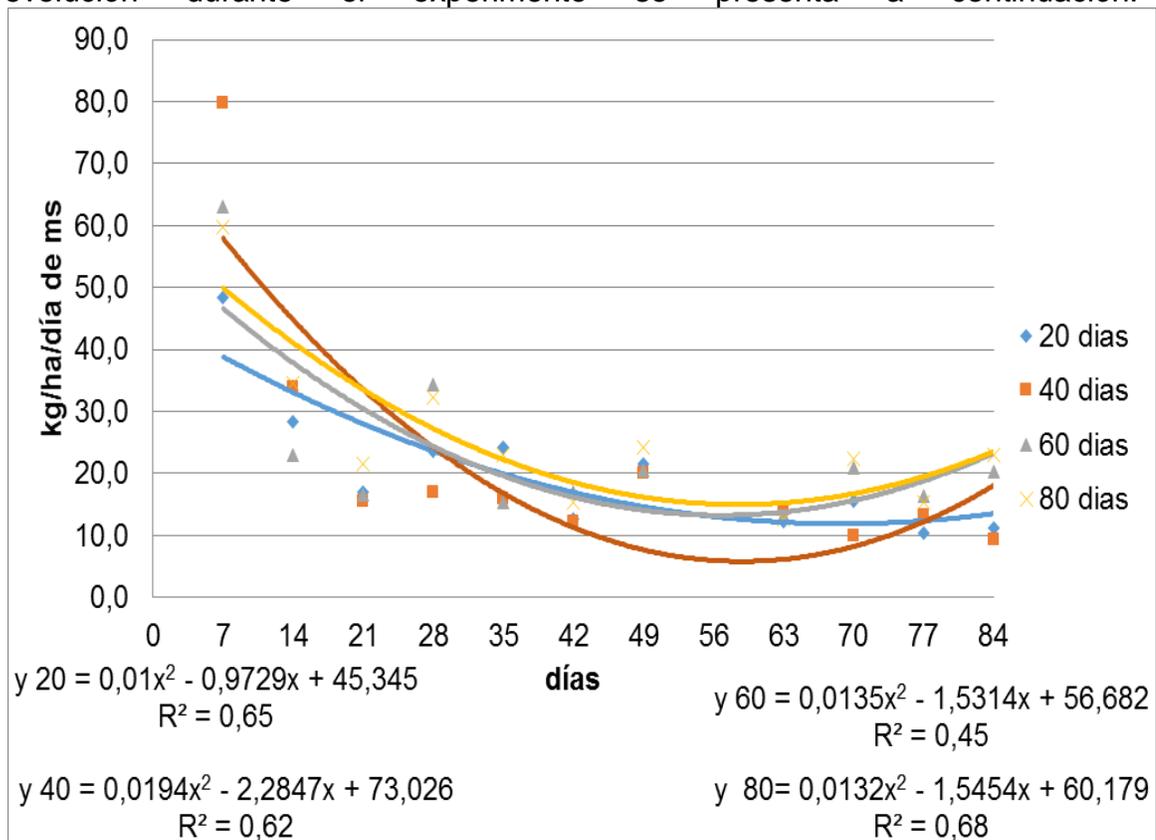


Figura 10. Tasa de crecimiento promedio del corte con máquina en kg/ha/día de materia seca según la historia de frecuencia de pastoreo.

Las curvas de los antecesores ajustaron a funciones cuadráticas, siendo las mismas comparables entre sí. Presentando R^2 de 0,65; 0,62; 0,45; 0,68 y los p valor de 0,0064; 0,0088; 0,0590; 0,0155, respectivamente para los antecesores de 20, 40, 60 y 80 días.

Cuadro 2. Intervalos de confianza del ajuste cuadrático para todos los antecesores.

Intervalos de confianza ajuste cuadrático		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20 β_1	-1,8000	-0,1500
20 β_2	-0,0017	0,0200
40 β_1	-3,8700	-0,7000
40 β_2	0,0026	0,0400
60 β_1	-2,8600	-0,2000
60 β_2	-0,0006	0,0300
80 β_1	-2,4800	-0,6100
80 β_2	0,0033	0,0200

El análisis de regresión para las curvas de los antecesores nos indica que no hay diferencias estadísticas entre 20; 40; 60 y 80 días de descanso, al compararlos por sus intervalos de confianza el coeficiente B_0 de los ajustes puede encontrarse dentro de cualquiera de las rectas.

Según Carámbula (2004), la tasa de crecimiento de una pastura depende del área foliar, a su vez cada especie tiene su propio IAF para una determinada tasa de crecimiento máxima, conocido como IAF óptimo o crítico.

A su vez Parga y Nolberto (2006) han demostrado que manejos de pastoreos frecuentes e intensos reducen la producción neta de materia seca. Por un lado, la pastura no alcanza a desarrollar la cantidad de hojas necesarias para un crecimiento máximo, ni para acumular reservas; por otro lado el remanente no es suficiente para un buen rebrote. En esta situación la baja tasa de crecimiento que se logra, es la que limita la producción neta de materia seca.

En relación a los resultados obtenidos por Ferreira (1999), las tasas de crecimiento del experimento para la primavera son superiores. El autor encontró las siguientes tasas de crecimiento, 12,9; 17,5; 6,8; 17,1 para los antecesores 20; 40; 60; 80 respectivamente.

Por otro lado, se analizó la variable tasa de crecimiento del corte con máquina al encontrar que existía interacción entre el antecesor con los días de descanso.

Cuadro 3. Test de efectos fijos.

Efecto	DF	DF	F-Valor	Pr > F
ANT	3	6	2,6	0,1475
DD	10	76	47,37	<0,0001
ANT*DD	30	76	1,97	0,0092

El efecto del antecesor no fue significativo. Los tratamientos combinaciones de días de descanso (acumulación de materia seca) entre cortes si bien resultaron significativos estadísticamente también fue significativa su interacción con el antecesor por lo que procederemos a analizar dicha interacción, sin antes dejar expuesto el efecto días de descanso.

Dejando fijo el antecesor en todos los casos para días de descanso existen diferencias estadísticamente significativas respecto al resto de los tratamientos. En el antecesor 20, 7 días de descanso se diferenció de todos los otros tratamientos exceptuando el de 14 días. En el antecesor 40, 7 días de descanso se diferenció de todos los otros tratamientos, así como también 14 días de descanso se diferenció de 70 y 80 días. En el antecesor 60, 7 días de descanso se diferenció de todos los otros tratamientos que permanecieron indiferenciados entre sí. Por último, en el antecesor 80 el tratamiento 7 días de descanso se diferenció de todos los otros, así como también el tratamiento 14 días de descanso se diferenció de 63 días.

Sin embargo, es factible que al cortar al inicio del experimento a los 7 días la máquina haya levantado mayor cantidad de suelo y mantillo en relación al resto de los cortes.

Cuadro 4. Efecto interacción antecesor * días de descanso (7 días) sobre la tasa de crecimiento medida en kg/ha/día de materia seca.

ANT	DD	Estimador	Error estándar	
40	7	79,79	4,72	A
60	7	63	3,86	AB
80	7	59,83	4,72	AB
20	7	48,33	3,86	B

Letras diferentes significan diferencias estadísticas significativas al 5%.

La interacción, presentada en el cuadro 4, muestra que existe una respuesta a la combinación de antecesor con días de descanso diferente. Dejando fijo los días de descanso la única diferencia estadística encontrada fue en 7 días de descanso entre los antecesores 40 y 20 días. En el resto de los días de acumulación no se encontraron diferencias.

Para Bellini et al. (1994) la baja producción del antecesor de 20 días está explicada por cortos intervalos de tiempo que no permiten a las plantas restablecer el nivel de sustancias de reserva. En este experimento al evaluar la historia de la frecuencia de pastoreo, la reposición de la tasa de crecimiento la explica el área foliar lograda y no necesariamente los carbohidratos puesto que los antecesores no desarrollan la misma estructura foliar. Milthorpe y Davidson (1966) señalaron que el rebrote no depende únicamente de las reservas de la planta sino que en mayor medida depende del área foliar remanente. En esta línea, Brougham (1956) destaca que cuanto más alta y más eficiente sea el área foliar remanente el período de retraso en la producción de forraje se acortará proporcionalmente. La tasa a la cual el área foliar se restablece luego de una defoliación, es función del número, tipo y localización de los meristemas de la planta (Briske, 1991).

4.3.2 Corte tijera

El corte con tijera permite el análisis general de la acumulación de materia seca y la tasa de crecimiento de la pastura, pero también su disección en fracciones para un análisis más minucioso.

4.3.2.1 Acumulación de materia seca promedio

En la figura 11 se presenta la acumulación de materia seca a lo largo del experimento para los 4 antecesores.

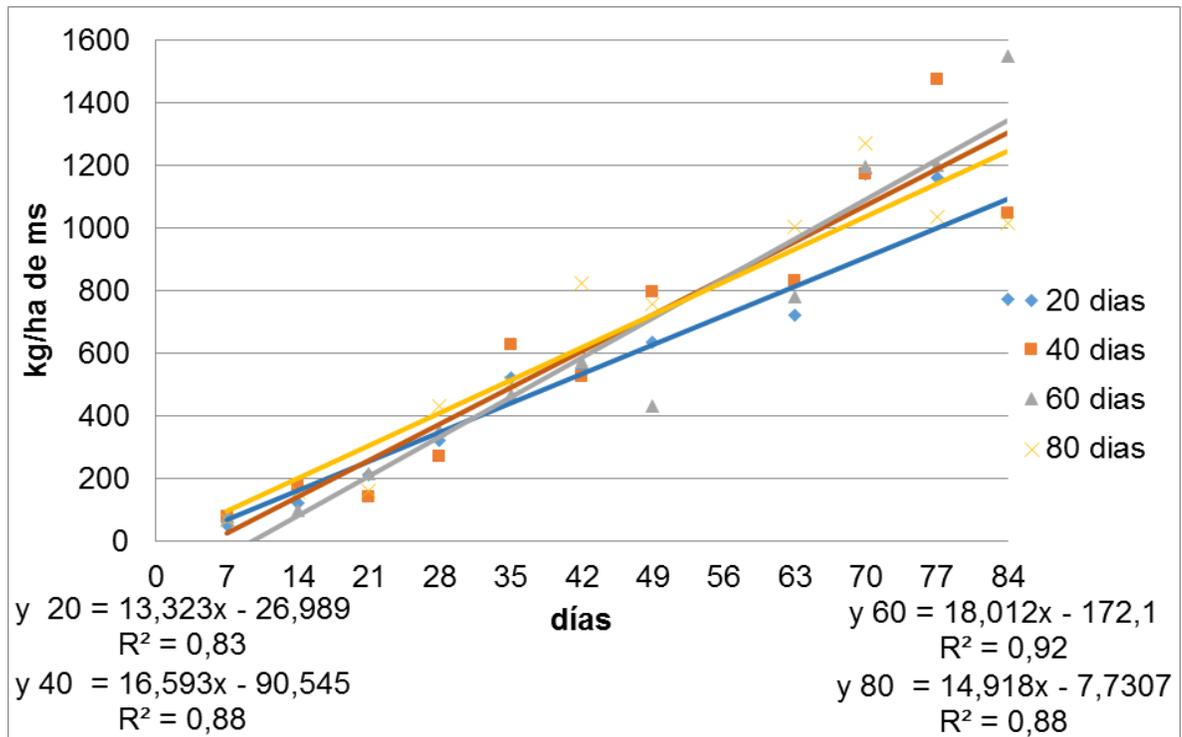


Figura 11. Acumulación diaria de materia seca en kg/ha con corte tijera según historia de frecuencia de pastoreo.

Se observa una acumulación de materia seca creciente con el correr de los días de descanso. Los modelos de regresión ajustaron significativamente $p < 0,0001$ a modelos lineales con valores de R^2 superiores a 0,85 en todos los casos

El análisis de intervalos de confianza (95%) para el coeficiente de regresión muestra que no se pudieron encontrar diferencias estadísticas entre los distintos antecesores para el coeficiente B_0 , lo que indica que para los cuatro antecesores el ritmo de acumulación de materia seca por día de descanso es similar.

Cuadro 5. Intervalos de confianza (95%) para el coeficiente de regresión lineal para acumulación de materia seca en kg/ha según antecesor.

Intervalos de confianza ajuste lineal		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20	9,06	17,58
40	12,22	20,97
60	14,13	21,89
80	10,95	18,88

Estos resultados son concordantes con los presentados por Nabinger (1998), donde la materia seca total aumenta de forma lineal con el tiempo. En pasturas formadas por varias especies el valor del IAF varía con el número de especies que la componen y con los porcentajes de aporte de cada una de ellas (Brougham, 1956). En todos los antecesores existe una alta proporción de pastos cespitosos como son *Festuca arundinacea*, *Paspalum dilatatum* y *Stipa setigera*, entre otros, quienes al tener un índice de área foliar óptimo mayor permiten una mayor acumulación de materia seca.

Tal como se observó en los datos experimentales y como indicó Black, citado por Velasco-Zebadúa et al. (2002), el índice de área foliar óptimo presenta valores más altos en primavera y verano cuando la intensidad de la luz y la temperatura son mayores. En primavera con el aumento de la temperatura las hojas se expanden más rápido y con un largo mayor que el de sus antecesoras. Además, las hojas producidas en macollos reproductivos tienen mayor área específica acelerando el crecimiento de la pastura por mayor superficie fotosintética. El ángulo con que rebrotan las hojas en esta estación también contribuye a una distribución más uniforme y mayor eficiencia de uso de la luz (Parsons y Robson, 1980b).

Dado el efecto de la temperatura sobre el crecimiento de las pasturas la suma térmica determina su ritmo de crecimiento. A continuación, se observa la acumulación de materia seca total en función de la suma térmica del período en estudio.

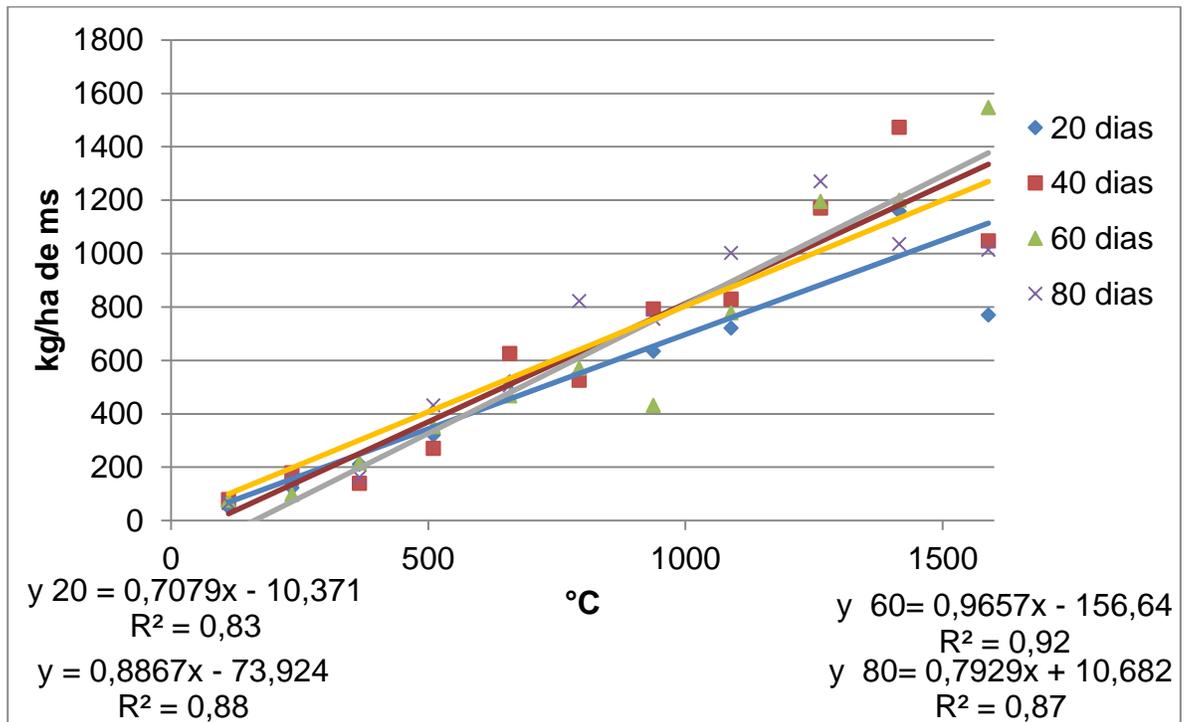


Figura 12. Acumulación de materia seca en kg/ha en función de la suma térmica según historia de frecuencia de pastoreo.

Se observa una acumulación de materia seca creciente con el aumento en la acumulación de la suma térmica. Los modelos de regresión ajustaron significativamente $p < 0,0001$ a modelos lineales con valores de R^2 superiores a 0,80 en todos los casos.

Cuadro 6. Intervalos de confianza (95%) para el coeficiente de regresión lineal para acumulación de materia seca en kg/ha según antecesor.

Intervalos de confianza ajuste lineal suma térmica MST		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20	0,47	0,95
40	0,65	1,13
60	0,76	1,17
80	0,57	1,02

Los intervalos de confianza prueban que estadísticamente no hay diferencias significativas entre los antecesores, lo que indica que para los cuatro

antecesores el ritmo de acumulación de materia seca en función de la suma térmica comporta de manera similar.

La suma térmica es de gran importancia para la acumulación de forraje ya que a medida que pasa el tiempo y la temperatura va incrementándose, la acumulación de forraje total aumenta, coincidiendo con lo expuesto por Robson et al. (1988).

4.3.2.2 Tasa de crecimiento promedio

Durante el rebrote de una pastura la tasa de crecimiento aumenta hasta que la misma logra interceptar el 95% de la radiación incidente, momento en el cuál alcanza el IAF óptimo.

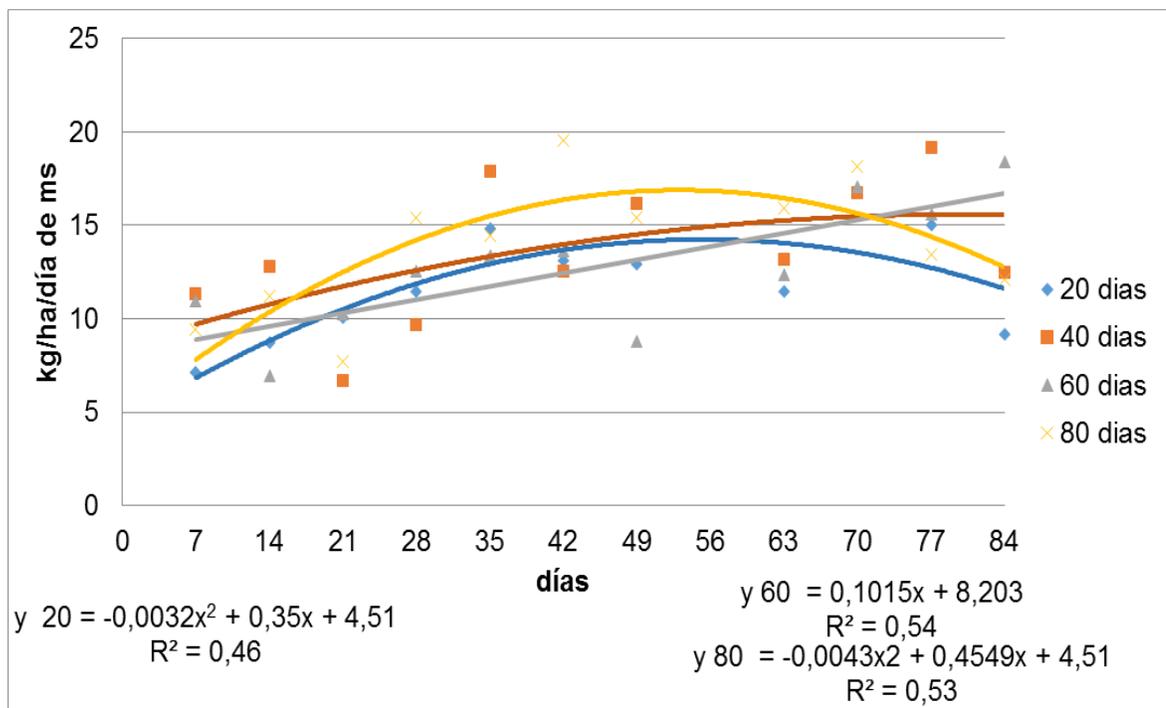


Figura 13. Tasa de crecimiento promedio en kg/ha/día de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo.

Para la variable tasa de crecimiento en el corte tijera, el tratamiento con antecesor 20 ajusta a una función de segundo grado, con un R^2 de 0,57 y un p

valor de 0,0300, al igual que el antecesor 80 que ajusta con un modelo cuadrático, presentando un R^2 de 0,53 y un p valor de 0,0100.

Por otro lado, el antecesor 60 ajusta a una función lineal con un R^2 de 0,54 y un p valor de 0,0050.

Por último, cabe destacar que la tasa del antecesor 40 no ajusta a modelos matemáticos de 1^{er.}, 2^{do.} o 3^{er.} grado, quedando estadísticamente representada la tasa de este antecesor por el promedio de los valores. Esto implica una tasa constante promedio de 14 kg/ha/día de materia seca.

Entonces, los únicos dos ajustes comparables son entre el antecesor 20 y 80 por tratarse del mismo modelo.

Cuadro 7. Intervalos de confianza ajuste cuadrático de las regresiones de tasa de acumulación de materia seca promedio (kg MS/ha) del corte tijera según frecuencia de pastoreo.

Intervalos de confianza ajuste cuadrático		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20 β_1	0,0700	0,6300
20 β_2	-0,0100	-0,0002
80 β_1	0,1500	0,7800
80 β_2	-0,0100	-0,0011

En función de los intervalos de confianza no se puede corroborar una diferencia significativa estadísticamente. Igualmente, ambas curvas ajustan al modelo teórico que indica que la tasa de crecimiento tiene un comportamiento cuadrático cuyo máximo se encuentra cuando la pastura alcanza el IAF óptimo y luego comienza a decaer. El mismo se encuentra a los 55 y a los 53 días con tasas diarias de 14 y 17 kg/ha para 20 y 80 respectivamente. Se asociaría entonces a que no encontramos diferencias en la composición entre antecesores.

Por otro lado, en relación a la frecuencia de pastoreo según Boggiano et al. (2006) la utilización de 20 días de descanso entre pastoreos genera continuamente un stress energético a la planta que la expone en mayor medida a las condiciones ambientales y puede condicionar su sobrevivencia. En el presente experimento queda evidenciado el posible estrés energético en el antecesor de 20 días de descanso, mostrando el mismo las menores tasas de crecimiento en comparación con los demás antecesores, a pesar de no existir diferencias estadísticamente significativas.

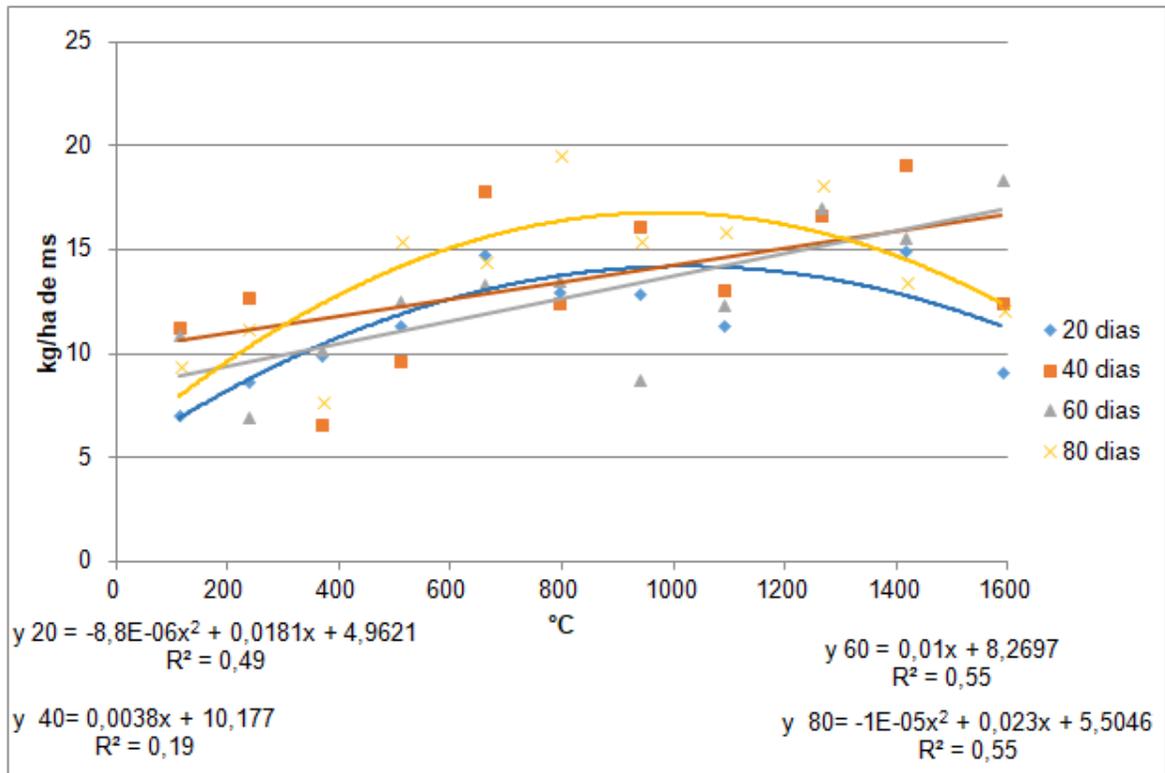


Figura 14. Tasa de crecimiento promedio en kg/ha de materia seca en función de la suma térmica según historia de frecuencia de pastoreo.

La acumulación de forraje en función de la suma térmica presenta tendencias similares y en términos estadísticos coinciden los ajustes. Se trabajó con un nivel de significancia menor al 5%.

4.3.2.3 Acumulación de material verde en base seca por fracciones

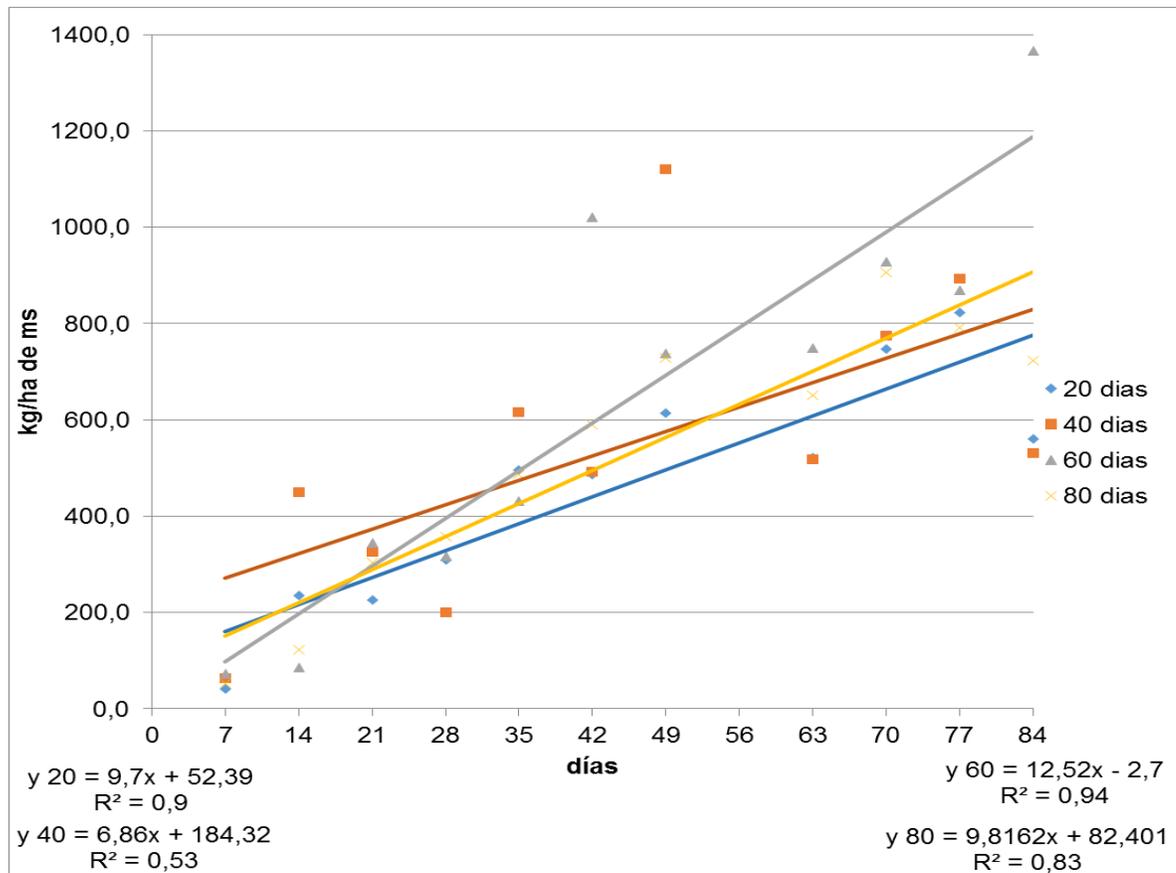


Figura 15. Acumulación de material verde (MS total - restos secos) promedio del corte tijera en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo.

El antecesor 20 presentó un R^2 de 0,90 y un p valor menor a 0,001; el antecesor de 40 días presenta un R^2 de 0,53 y un p valor 0,0100; el antecesor de 60 días un R^2 de 0,94 y un p valor menor a 0,0001 y el antecesor de 80 un R^2 de 0,83 y un p valor menor a 0,0001.

Todas las curvas de material verde ajustaron a funciones lineales sin detectarse diferencias estadísticas entre los antecesores al compararlos por sus intervalos de confianza. La pastura se encuentra en su fase de crecimiento lineal antes de alcanzar el IAF óptimo para todos los antecesores. En estos, si bien no existieron diferencias en la composición botánica si existen diferencias en su estructura.

Cuadro 8. Intervalos de confianza del ajuste lineal para la acumulación de material verde en kg/ha de materia seca

Intervalos de confianza ajuste lineal		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20	7,27	12,31
40	2,11	11,6
60	9,88	15,16
80	6,72	12,91

Se infiere que las curvas se estabilizan cuando la tasa de senescencia iguala a la tasa de producción bruta, momento el cual todavía no se observa en el período experimental. Producto de la rápida rotación de tejidos que presentan las pasturas cualquier material que no se coseche se pierde al tiempo como material muerto (Parsons, 1980a).

El antecesor 60, aunque no se detecten diferencias estadísticamente significativas, es el antecesor que presentó la mayor acumulación de material verde y por lo que se infiere que continúa teniendo aumentos en su tasa de fotosíntesis bruta.

En la primavera a su vez, el carbono invertido en hojas banderas y tallos elongados de gramíneas en estado reproductivo permanece por más tiempo en la planta que de lo contrario en estado vegetativo senescería.

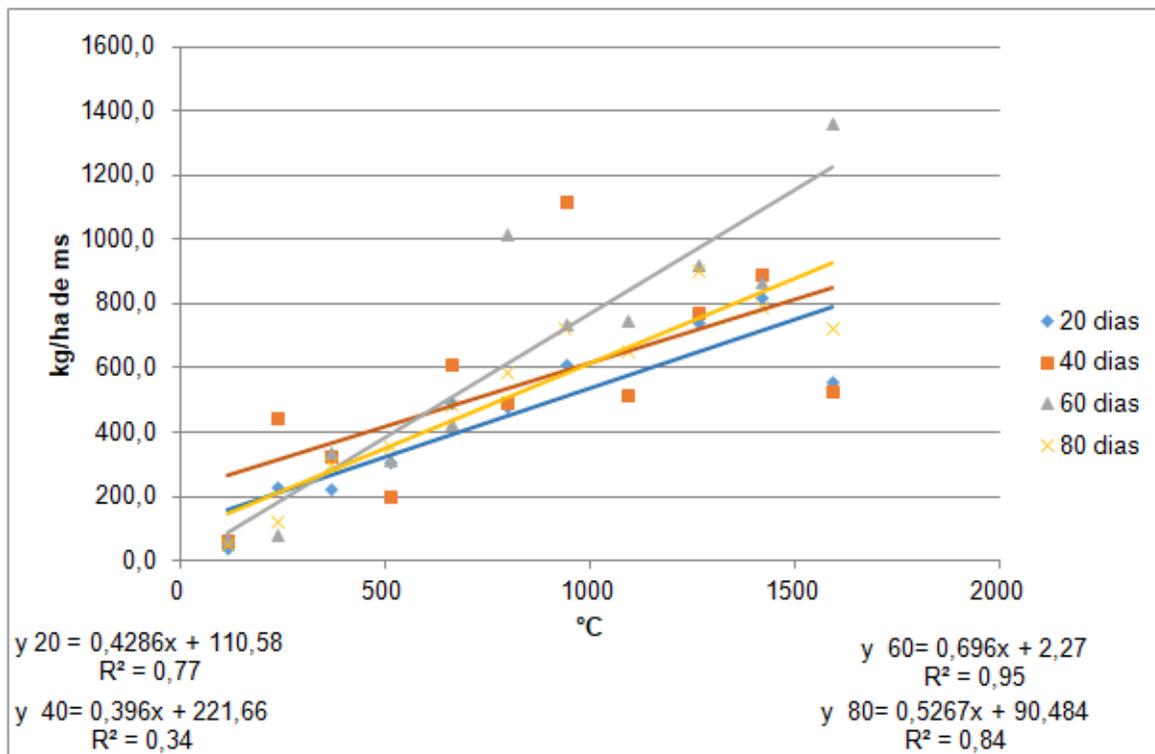


Figura 16. Acumulación de material verde (MS total-Restos Secos) promedio del corte tijera en kg/ha de materia seca en función de la suma térmica según historia de frecuencia de pastoreo.

El antecesor 20 arrojó un R^2 de 0,77 y un p valor menor a 0,0002; el antecesor de 40 días presenta un modelo con R^2 de 0,34 y un p valor 0,0034; el antecesor de 60 días un modelo con R^2 de 0,95 y un p valor menor a 0,0001 y el antecesor de 80 por su parte arrojó un modelo con R^2 de 0,84 y un p valor menor a 0,0001.

Cuadro 9. Intervalos de confianza del ajuste lineal para la acumulación de material verde en kg/ha de materia seca

Intervalos de confianza ajuste lineal suma térmica MV		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20	0,26	0,59
40	0,04	0,76
60	0,55	0,82
80	0,36	0,69

No existieron diferencias entre los modelos al compararlos según sus intervalos de confianza.

A continuación, se analiza la acumulación de restos secos para los distintos antecesores.

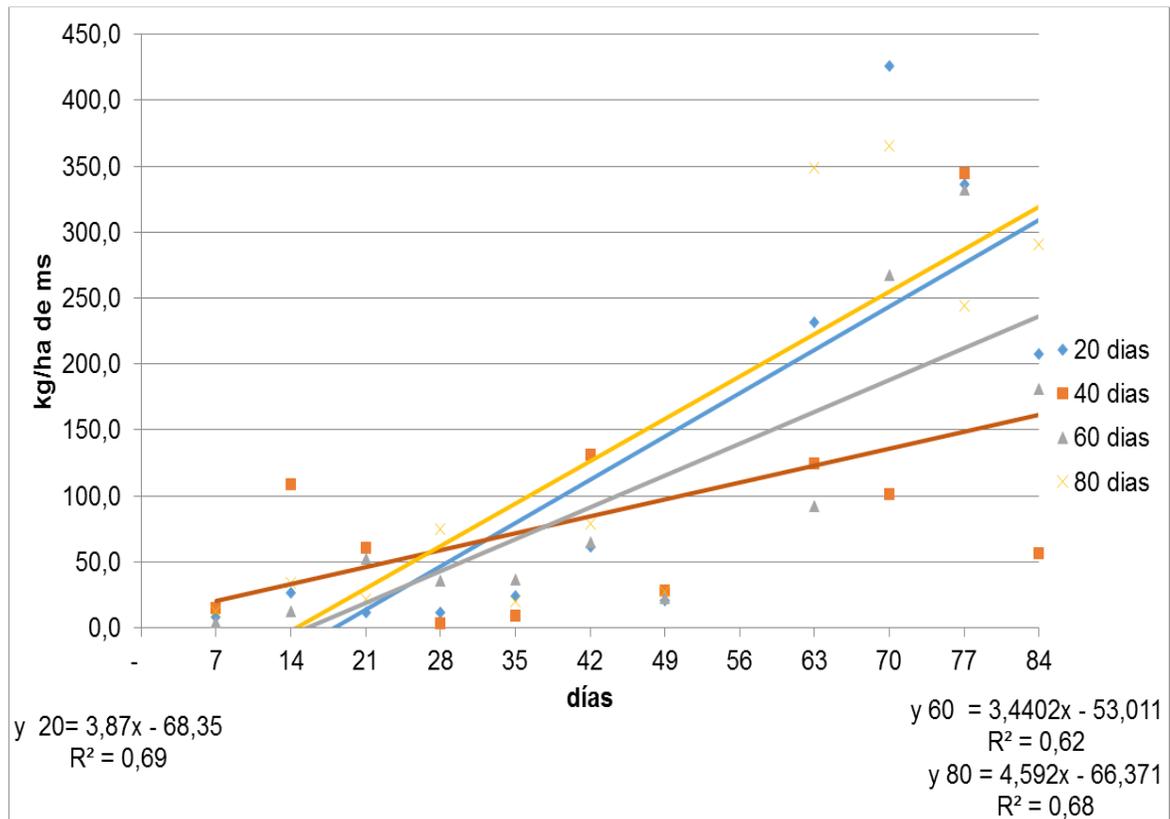


Figura 17. Acumulación de restos secos promedio en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo

Los antecesores 20, 60 y 80 presentaron ajustes lineales siendo los R^2 0,69; 0,62 y 0,68 respectivamente y los p valores 0,0017; 0,0023 y 0,0011.

El antecesor 40 días de descanso no ajustó a modelos polinomiales, quedando la acumulación de restos secos representada por el promedio de los valores para dicho antecesor, siendo el valor 89,5 kg/ha de materia seca.

Para los antecesores 20 y 80 los aumentos en la fracción restos secos resultan coherentes con el ajuste cuadrático de la tasa de crecimiento. En la ladera las especies dominantes de ciclo invernal contribuyen al aumento de los restos secos cuando terminan su ciclo. A su vez, existe un aumento sensible

para el antecesor 20 en la medida que este presenta un tapiz más denso aumentando el sombreado, limitando su tasa de crecimiento. El antecesor 80 en tanto si bien presenta una estructura distinta, son plantas de mayor tamaño contribuyendo con mayor cantidad de restos secos.

Cuadro 10. Intervalos de confianza del ajuste lineal para la acumulación de restos secos en kg/ha de materia seca

Intervalos de confianza ajuste lineal		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20	1,93	5,81
60	1,58	5,3
80	2,37	6,81

Observando los intervalos de confianza no se detectan diferencias estadísticas entre los distintos antecesores, dada por intervalos de confianza similares. En la ladera la composición botánica dominante de la pastura determina que predominen las especies de ciclo invernal que luego de concluir su ciclo contribuyen al aumento de la fracción resto secos.

La fecha del estudio de fin de primavera inicio de verano coincide con la floración-semillazón de las invernales y con el rebrote vegetativo de las estivales, por lo que la vida media foliar debería ser menor al período de acumulación y por tanto aumenta el material muerto. También el aumento de restos secos explica el ajuste lineal de materia seca total con días y suma térmica.

Se modeló la acumulación total de materia seca y la acumulación de material verde con el fin de evidenciar que presentan la misma tendencia y que la diferencia de pendiente está explicada por la acumulación de material senescente, para ambos antecesores.

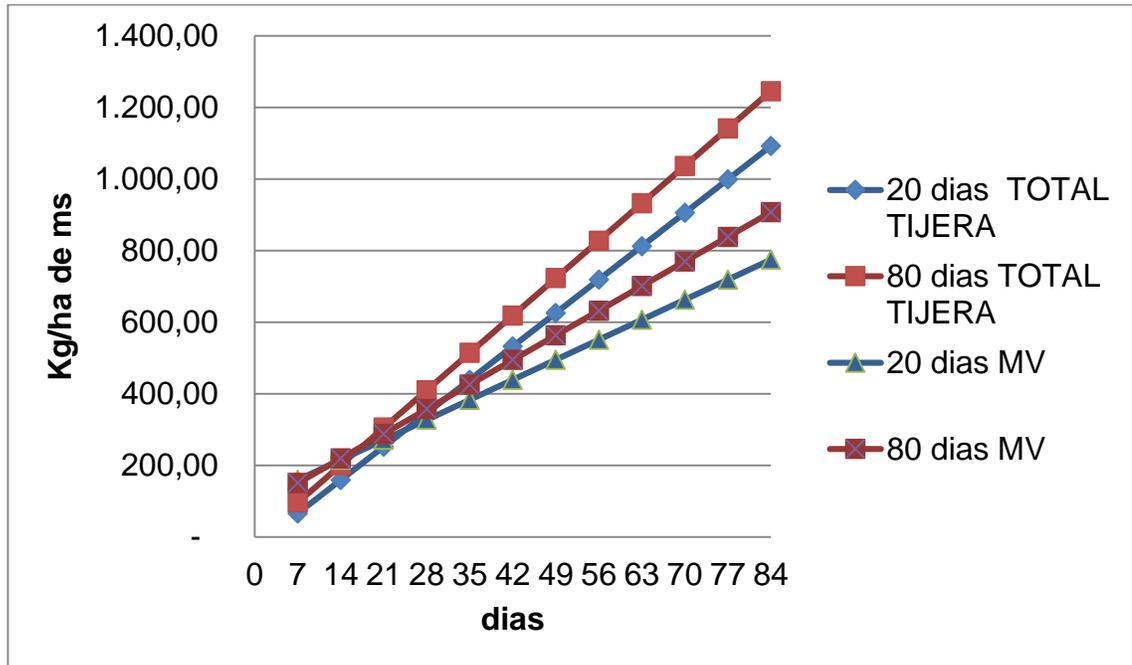


Figura 18. Acumulación de materia seca total y materia seca de material verde en kg/ha a partir de los modelos generados para los antecesores 20 y 80.

Estos datos resultan coherentes al mostrar que el antecesor que acumula más materia seca lo hace acumulando más restos secos.

La acumulación de materia seca de láminas en función de los días de crecimiento se presenta en la figura a continuación.

Para los cuatro antecesores las funciones ajustaron a un modelo lineal, presentando R^2 de 0,87; 0,41; 0,88 y 0,90 para los antecesores de 20, 40, 60 y 80 respectivamente y los p valor fueron menores a 0.0001 para los antecesores 20, 60 y 80 mientras que para el antecesor 40 el p valor fue de 0,0208.

Del total de material verde las láminas explican una gran proporción en todos los antecesores, pero fundamentalmente en aquellos con menor frecuencia de pastoreo posiblemente por el hábito de crecimiento de las gramíneas dominantes. Las pasturas con mayores frecuencias de pastoreo adaptan su composición botánica a aquellas especies con mecanismos de evasión y defensa que de por sí presentan menor tamaño de lámina y parte de la misma puede escapar a la altura de corte. A su vez, aunque no existan diferencias en composición para ésta posición topográfica, la estructura se vuelve más densa con pastoreos frecuentes a diferencia de tapices con mayores intervalos de descanso donde se promueve una estructura vertical.

Cuadro 11. Intervalos de confianza del ajuste lineal. Acumulación de láminas

Intervalos de confianza ajuste lineal		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20	4,52	7,87
40	0,72	6,78
60	4,69	8,38
80	4,16	6,95

Comparando los cuatro ajustes mediante sus intervalos de confianza no se observó la existencia de diferencia estadística entre los diferentes antecesores pudiendo considerarse el uso de un único modelo para todos.

A continuación la figura siguiente se presenta la información referente a acumulación de tallos y vainas en kg/ha de materia seca en función de los días de acumulación.

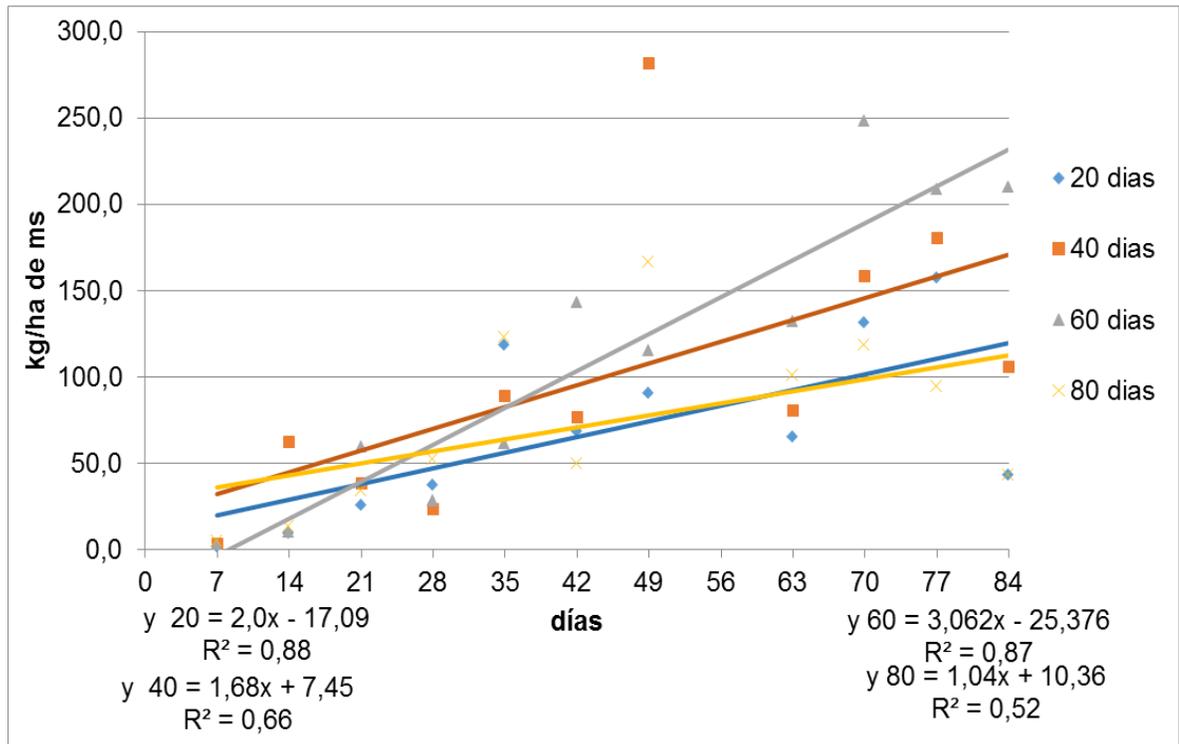


Figura 19. Acumulación de materia seca de tallos y vainas del corte con tijera en kg/ha según historia de frecuencia de pastoreo.

Para el antecesor 20 la función ajustó con un R2 de 0,88 y un p valor menor a 0,0001, para el antecesor 40 presentó un R2 de 0,66 y un p valor de 0,0028, para el antecesor 60 presentó un R2 de 0,87 y un p valor menor a 0,0001 y por último el antecesor 80 presentó un R2 de 0,52 y un p valor de 0.01. Se mantiene la tendencia que el antecesor 60 es superior al resto.

El análisis de los intervalos de confianza muestra que los modelos no mostraron diferencias significativas entre sí pudiéndose modelar la acumulación de materia seca de tallos y vainas con un modelo promedio de los cuatro antecesores.

Cuadro 12. Intervalos de confianza del ajuste lineal. Acumulación de tallos y vainas.

Intervalos de confianza ajuste lineal		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20	0,26	1,38
40	0,4	0,77
60	0,38	3,92
80	0,24	1,83

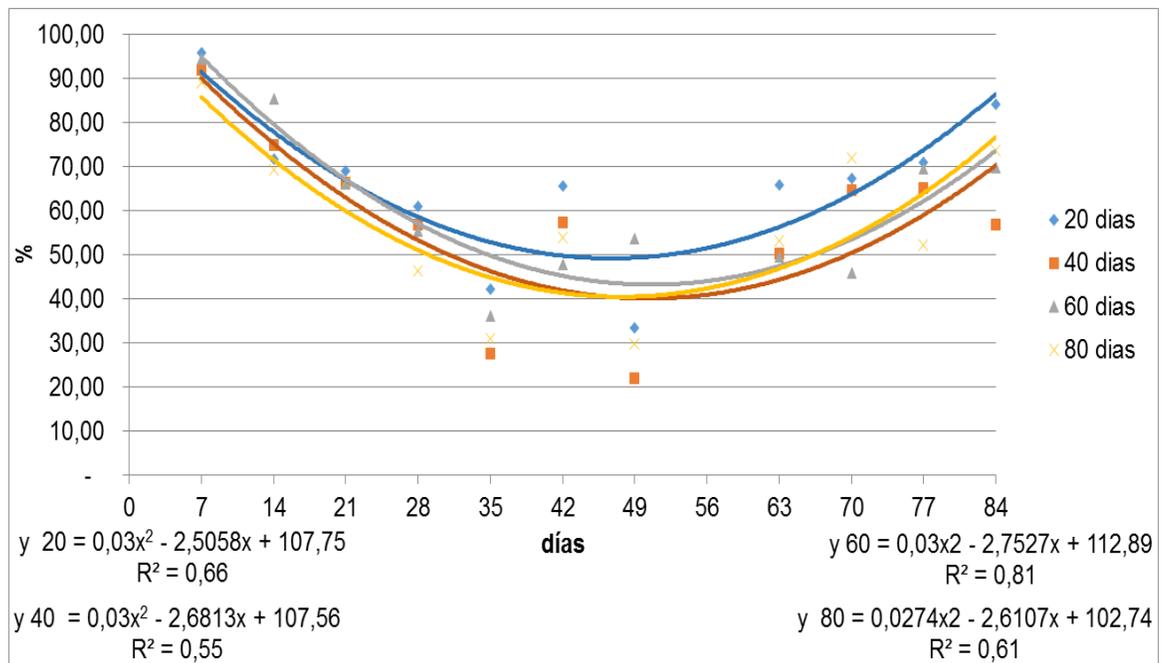


Figura 20. Relación entre la materia seca de lámina del corte con tijera en función al material verde en kg/ha según historia de frecuencia de pastoreo

Del total del material verde estudiado, el peso relativo de la fracción de tallos y vainas es ampliamente menor que la fracción laminas. Igualmente, la suma de las fracciones tallos y vainas con láminas no reproducen el valor total de material verde en vistas que no se incluye la fracción inflorescencias.

Para todos los antecesores las funciones ajustaron a un modelo cuadrático presentando un R^2 de 0,66; 0,55; 0,81; 0,61; y un p valor de 0,001; 0,008; 0,0003; 0,003 para los antecesores de 20; 40; 60 y 80 respectivamente.

Se observa un descenso de la proporción de láminas/MV hasta los 49 días por el aporte de especies invernales que aumentan la proporción de tallos para luego bajar la proporción por aporte del rebrote de las especies estivales.

En cuanto a los intervalos de confianza no se puede comprobar una diferencia estadística mediante los mismos, por lo tanto se dice que no hay diferencias significativas.

Cuadro 13. Intervalos de confianza del ajuste cuadrático. Acumulación de tallos y vainas en relación al material verde en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo.

Intervalos de confianza ajuste cuadrático		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20 β_1	-3,7700	-1,2400
20 β_2	0,0100	0,0400
40 β_1	-4,3500	-1,0100
40 β_2	0,0100	0,0400
60 β_1	-3,7200	-1,7800
60 β_2	0,0200	0,0400
80 β_1	-4,0600	-1,1700
80 β_2	0,0100	0,0400

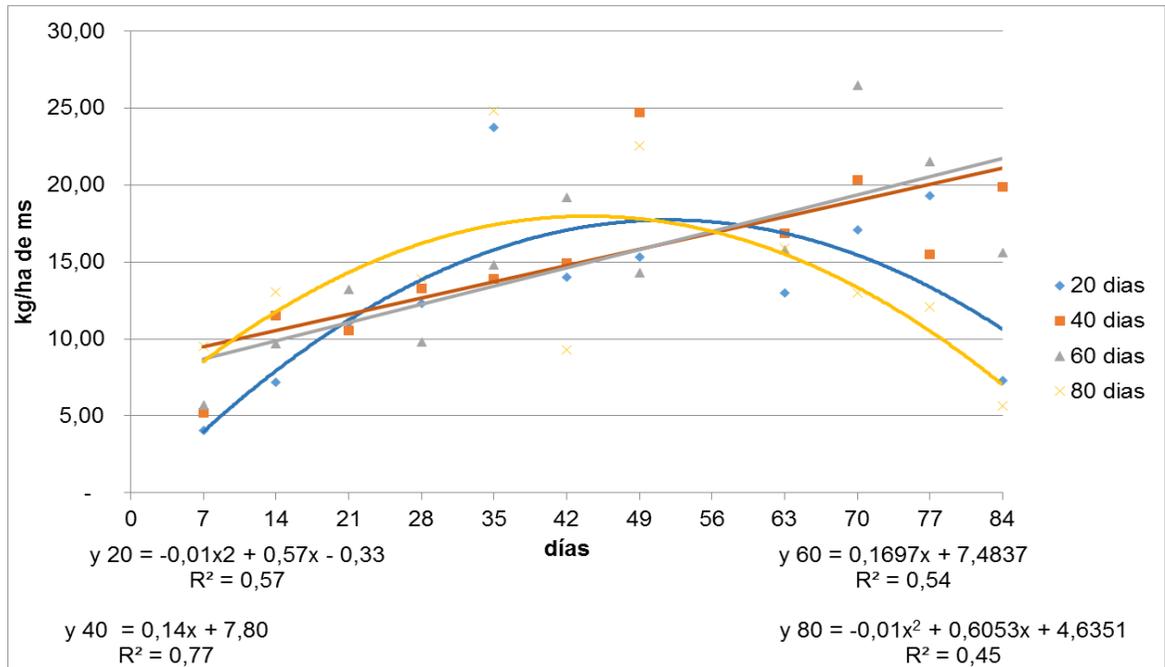


Figura 21. Proporción de materia seca de tallos y vainas del corte con tijera en relación al material verde en kg/ha según historia de frecuencia de pastoreo.

En primera instancia la acumulación de material verde no está explicada por el aumento de materia seca de láminas para ninguno de los antecesores sino más bien por el aumento en materia seca de tallos y vainas, mostrado por el coeficiente B1 negativo de todos los modelos.

El antecesor 20 ajustó a un modelo cuadrático con un R^2 de 0,57 y un p valor de 0,03; el antecesor 40 ajustó a un modelo lineal con un R^2 de 0,77 y un p valor de 0,0006 al igual que el antecesor 60 con un R^2 de 0,54 y un p valor de 0,06 mientras que el antecesor 80 ajustó cuadrático con un R^2 0,32 y un p valor de 0,03.

A igual profundidad y fertilidad de suelo la estructura del tapiz estaría determinando relaciones distintas según los antecesores. El antecesor 20 limita su producción de material verde por efecto del sombreado de su tapiz denso así como el antecesor 80 es un tapiz con menor densidad y plantas de porte mayor porte. Los antecesores intermedios en tanto se acercan al óptimo tiempo de descanso con mayor acumulación de material verde y minimizando la senescencia.

Comparando los modelos que ajustan igual no hay diferencias entre el antecesor 20 y 80 ni entre el antecesor 40 y 60.

Cuadro 14. Intervalos de confianza de ajustes para acumulación de tallos y vainas en relación al material verde en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo.

Intervalos de confianza ajuste cuadrático		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20 ß1	0,15	0,99
20 ß2	-0,01	-0,00066
80 ß1	0,02	1,19
80 ß2	-0,01	-0,00062
Intervalos de confianza ajuste lineal		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
40	0,08	0,21
60	0,06	0,28

Profundizando el estudio de la relación de las fracciones de la pastura, se analiza la evolución de la relación lámina/tallo, con los días de acúmulo y según antecesor.

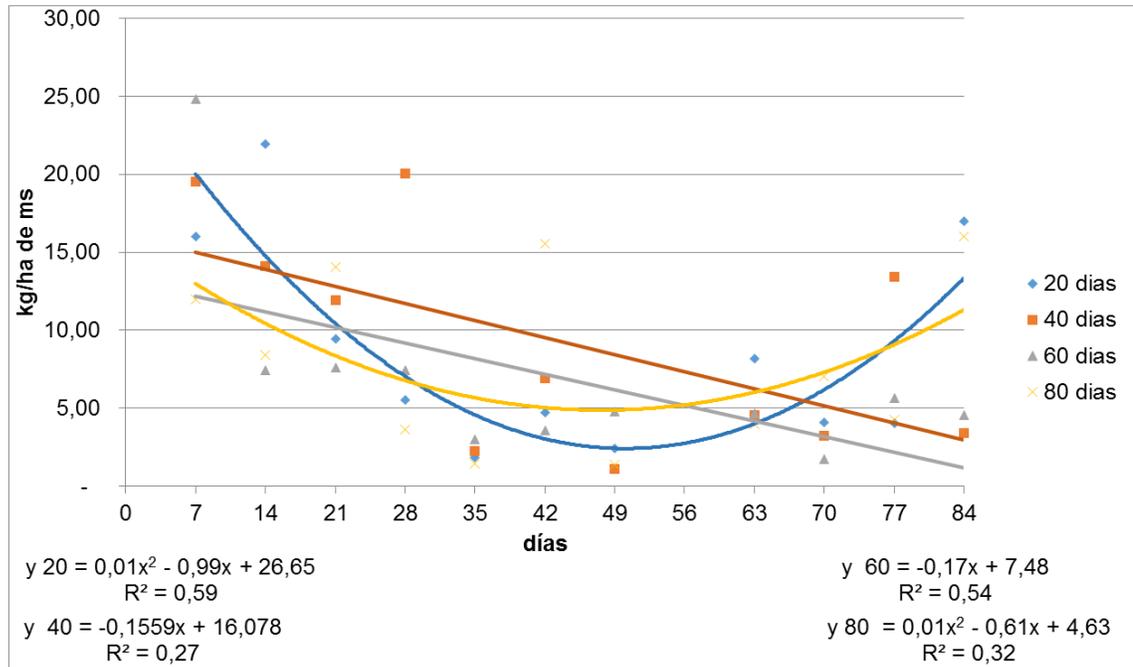


Figura 22. Relación lámina/tallo y vaina del corte tijera en kg/ha de materia seca según historia de frecuencia de pastoreo

Las curvas de materia seca de láminas en relación a los tallos y vainas por antecesor ajustaron a funciones cuadráticas para los antecesores 20 y 80 mientras que los antecesores 40 y 60 ajustaron a regresiones lineales.

El antecesor de 20 días ajusta a con un R^2 de 0,59 y un p valor de 0,01 y el antecesor 80 con un R^2 0,32 y un p valor de 0,03, ambos presentan ajuste cuadrático. Mientras que el antecesor 40 presenta un R^2 de 0,27 y un p valor de 0,05 ajustando a una función lineal al igual que el antecesor 60 que presenta un R^2 de 0,54 y un p valor de 0,006.

Cuadro 15. Intervalos de confianza de ajustes para la relación lámina/tallo y vaina

Intervalos de confianza ajuste cuadrático		
Antecesor	Límite inferior	Límite superior
20 β_1	-1,61	-0,37
20 β_2	0,0033	0,02
80 β_1	0,02	1,19
80 β_2	-0,01	-0,00062
Intervalos de confianza ajuste lineal		

Antecesor	Límite inferior	Límite superior
40	-0,32	0,01
60	0,06	0,28

Por su adaptación al pastoreo los antecesores con mayor frecuencia de pastoreo (20 y 40) presentan mayor proporción de láminas y una mayor relación lámina/vaina inmediatamente después del corte.

Una menor relación hoja/tallo en primavera es atribuida a una mayor cantidad de tallos reproductivos, donde si bien se presentó la tasa de crecimiento más alta esta se asoció a una mayor acumulación de material muerto, lo que según Hodgson, citado por Velasco-Zebadúa et al. (2002), implica un mayor recambio de tejido en esta estación.

4.4 CONSIDERACIONES FINALES

En este trabajo la acumulación de materia seca máxima se da en la pastura con historia de frecuencia de pastoreo de 60 días de descanso.

5. CONCLUSIONES

Estadísticamente no se pudo comprobar que la historia de frecuencia de pastoreo genere cambios en la composición final de la pastura que determine modelos de acumulación de materia seca diferentes.

El análisis de la composición botánica no logró la asociación y diferenciación por tipo funcional de las especies presentes en la pastura en relación a la historia de frecuencia de pastoreo.

El método de evaluación de la materia seca acumulada influyó en la determinación de los modelos de acumulación de materia seca.

Por esto los modelos de acumulación de materia seca ajustados fueron distintos entre los dos métodos de recolección de datos. Dejando de lado las historias de frecuencia 20 y 40 del corte con máquina no existieron diferencias estadísticas entre el resto al compararlos por su historia de frecuencia de pastoreo y si mostraron como tendencia que el aumento en los días de descanso incrementa la acumulación de materia seca.

El comportamiento de la variable tasa de crecimiento también fue dispar entre los dos métodos de recolección de datos. Únicamente las historias de frecuencia de pastoreo 20 y 80 del corte con tijera ajustaron al modelo teórico de comportamiento de esta variable.

Los modelos desarrollados con suma térmica fueron similares a los obtenidos con días de acumulación.

6. RESUMEN

El presente trabajo se realizó sobre un campo natural de la Unidad San Manuel sometido durante los últimos 28 años a diferentes frecuencias de pastoreo (20, 40, 60, 80 días). Se evaluó la acumulación de materia seca y la composición de especies de la pastura. El experimento estuvo comprendido entre el 14/10/2015 y el 05/01/2016 y su diseño experimental fue de bloques completos al azar, con 3 repeticiones con 11 tratamientos aleatorizados correspondientes a los días de acumulación de materia seca (7-14-21-28-35-42-49-56-63-70-77-84) para cada una de las frecuencias de pastoreo. El análisis de la composición botánica no fue concluyente dando como resultado la asociación de los antecesores 20 y 60 diferentes de 40 y 80 al analizar el promedio de frecuencias de las especies mientras que al analizarlo por bloques la asociación fue 20 y 80 diferente de 40 y 60. Los modelos de acumulación de materia seca en tanto resultaron diferentes entre frecuencias para el corte con máquina pero no para el corte tijera. En el primero de los cortes la frecuencia 20 acumuló materia seca en forma cuadrática; la frecuencia 40 lo hizo de manera sigmoidea y las frecuencias 60 y 80 lo hicieron de manera lineal y creciente. En el segundo los modelos de acumulación de materia seca resultaron lineales y crecientes para todas las frecuencias no habiendo diferencias estadísticas comprobables entre modelos de acumulación. Las tasas de crecimiento disminuyeron en función de los días sin reportar diferencias entre las distintas historias de frecuencia de pastoreo para el corte con máquina mientras que en el corte tijera las tasas de crecimiento de las historias 20 y 80 fueron cuadráticas la de 60 fue lineal ascendente y la de 40 al no ajustar se tomó constante. En el análisis de fracciones la materia seca de material verde fue lineal y creciente para todas las historias sin diferencias estadísticas entre ellas así como también los restos secos aumentaron linealmente sin diferenciarse entre las anteriores. A pesar de esto, como tendencia general la frecuencia 60 fue superior en acumulación de materia seca total y por fracción.

Palabras clave: Frecuencia de pastoreo; Campo natural; Producción de forraje.

7. SUMMARY

This work evaluates the performance of natural field in forage production on a natural pasture of the San Manuel Soil Unit managed under different grazing frequencies over a period of 28 years.(20, 40, 60, 80 days). Dry matter accumulation and composition of pasture species were evaluated. The experiment was made between 10/14/2015 and 05/01/2016 and consisted of 2.2 hectares that are divided into 4 plots, its experimental design was randomized complete blocks, with 3 replicates with 11 randomized treatments corresponding to days of accumulation of dry matter (7-14- 21-28-35-42-49-56-63-70-77-84) for each of the grazing frequencies. The results showed different dry matter accumulation models between frequencies for the machine cut. Frequency 20 accumulated dry matter in quadratic form; Frequency 40 did so sigmoid and frequencies 60 and 80 did so in a linear and increasing manner. The growth rates decreased as a function of the days without reporting differences between the different grazing frequency histories approaching the biologically expected. In the scissors cut, the dry matter accumulation models were linear and increasing for all frequencies, and there were no statistically significant differences between the accumulation models. The growth rates of histories 20 and 80 were quadratic while that of 60 was linear upward and that of constant 40. Dry matter of green material was linear and increasing for all the histories without statistical differences between them, as well as the dry remains increased linearly without differentiating between the previous ones. In spite of this, as a trend the frequency 60 was higher in accumulation of total dry matter and per fraction. Botanically speaking, no differences in composition were detected according to the ancestors worked.

Key words: Frequency of grazing; Natural Field; Forage production.

8. BIBLIOGRAFÍA

1. Agnusdei, M. G.; Colabelli, M. R.; Fernández Grecco, R. C. 2001. Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. INTA Balcarce. Boletín Técnico. no. 152. 28 p.
2. Allen, D.; Kilkenny, B. 1980. Beef planned production. St. Albaniz, Granada. 112 p.
3. Altamirano, A.; Da Silva, H.; Durán, A.; Echeverría, A.; Panario, D.; Puentes, R. 1976. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay; clasificación de suelos. Montevideo, MAP. DSF. t.1, 96 p.
4. Altesor, A. 2011. Servicios ecosistémicos de los pastizales naturales. In: Altesor, A.; Ayala, W.; Paruelo, J. eds. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Montevideo, INIA. pp. 55-67 (FPTA-INIA no. 26).
5. Anderson, E. W. 1967. Grazing systems as methods of managing the range resources. *Journal of Range Management*. 20: 383-388.
6. Anslow, R.; Green, J. 1967. The seasonal growth of pasture grasses. *Journal of Agriculture (Cambridge)*. 68: 109-122.
7. Arce, M.; Fernández, P.; Ricetto, S. 2013. Respuesta estival de *Festuca arundinacea*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum* y *Pennisetum purpureum* cv *Mott* al riego suplementario. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la Republica. Facultad de Agronomía. 97 p.
8. Armúa, A. 2013. Efecto de la frecuencia de pastoreo sobre la productividad de un campo natural. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la Republica. Facultad de Agronomía. 168 p.
9. Ayala, W.; Bermúdez, R. 2005. Estrategias de manejo en campos naturales sobre suelos de lomadas en la región este. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 41-50 (Serie Técnica no. 151).

10. Ballaré, C. L.; Calsal, J. J. 2000. Light signals perceived by crop and weed plants. *Fields Crop Research*. 67: 149-160.
11. Bellini, F.; Hourcade, M.; Ruete, M.; Uribe, F. 1994. Efecto del manejo del pastoreo sobre la productividad y la composición botánica de un campo regenerado sobre la Unidad san Manuel. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 246 p.
12. Bernier, R. ; Teuber, N. 1981. Curvas de crecimiento anual de gramíneas forrajeras en la zona de Osorno. INIA. Boletín Técnico no. 46. 11 p.
13. Berreta, E. J.; Levratto, J. C.; Zamit, W.; Bemhaja, M.; Pittaluga, O.; Silva, J. A.; Claridget, J. B.; Gerra, J. C. 1990. Efecto del sistema de pastoreo, relación lanar /vacuno y carga animal sobre la producción y utilización de pasturas naturales. I. Evolución de la vegetación en pastoreo continuo y rotativo a igual dotación y relación lanar/vacuno 2/1. In: Seminario Campo Natural (2º., 1990, Tacuarembó, UY). Trabajos presentados. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 291 – 298.
14. _____. 1991. Producción de pasturas naturales en el Basalto. Producción mensual y estacional de forraje de cuatro comunidades nativas sobre suelos de basalto. In: Carámbula, M.; Vaz Martins, D.; Indarte, E. eds. Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva. 2a. reimp. Montevideo, INIA. pp. 12-18 (Serie Técnica no. 13).
15. _____. 1996. Campo natural; valor nutritivo y manejo. In: Risso, D.; Berretta, E.; Morón, A. eds. Producción y manejo de pasturas. Montevideo, INIA. pp. 113 - 125 (Serie Técnica no. 80).
16. _____. 1998. Efecto del pastoreo y de la introducción de especies en la evolución de la composición botánica de las pasturas naturales. In: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva. Montevideo, INIA. pp. 91 – 97 (Serie Técnica no. 102).
17. Boggiano, P.; Maraschin, G.; Nabinger, C.; Riboldi, J. 2002. Produção de material seca da pastagem native adubada com nitrogenio. In: Reunión del Grupo Técnico en Forrajeras del Cono Sur, Zona Campos (19o., 2002, Corrientes, AR). Trabajos presentados. Mercedes, Corrientes, AR, s.e. p. 98.

18. _____. 2003. Manejo integrado de ecosistemas y recursos naturales en Uruguay. Componente Manejo y conservación de la diversidad biológica. Subcomponente Manejo integrado de pradera; proyecto combinado GEF/IBRD. Montevideo, Uruguay, INIA. 72 p.
19. _____. ; Formoso, D.; Zanoniani, R. 2006 Alternativas para la conservación productiva de las Pasturas Naturales. In: Simposio Internacional en Producción Animal (2º., 2006, Santa María). Trabajos presentados. Montevideo, s.e .p. irr.
20. Briske, D. D.; Stuth, J. W. 1986. Tiller defoliation in a moderate and heavy grazing regime. In: Joss, P.; Lynch, P.; Williams, O. eds. Rangelands; a resource under siege. Canberra, Australia, Australian Academy of Science. pp. 511-514.
21. _____. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. In: Heitschmidt, R. K.; Stuth, J. W. eds. Grazing management; an ecological perspective. Portland, Oregon, Timber. pp. 85-108.
22. Brougham, R. W. 1955. A study in rate of pasture growth. Australian Journal of Agricultural Research. 6: 804-812.
23. _____. 1956. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. Australian Journal of Agricultural Research. 7: 377-387.
24. _____. 1960. The effects of frequent hard grazings at different times of the year on the productivity and species yields of a grass-clover pasture, New Zealand Journal of Agricultural Research. 3(1): 125-136
25. Campbell, A. G. 1961. A theoretical basis for grazing management. Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production. 21: 18 – 31.
26. _____. 1969. Grazed pasture parameters. I. Pasture dry-matter production and availability in a stocking rate and grazing management experiment with dairy cows. The Journal of Agricultural Science. 67(2): 199-210.
27. Cangiano, C.; Escuder, C.; Galli, J.; Gómez, P.; Riosso, O. 1996. Producción animal en pastoreo. Buenos Aires, INTA Balcarce. 145 p.
28. Carámbula, M. 1977. Producción y manejo de pasturas sembradas. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. 463 p.

29. _____. 1997. Pasturas naturales mejoradas. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. 524 p.
30. _____. 2002. Pasturas y forrajes; potenciales y alternativas para producir forraje. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. t.1,357 p.
31. _____. 2003. Pasturas y forrajes; insumos, implantación y manejos de pasturas. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. t.2, 371 p.
32. _____. 2004. Pasturas y forrajes; manejo, persistencia y renovación de pasturas. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. t.3, 413 p.
33. Cardozo, W. 1984. Utilización de pasturas por los bovinos destinados a la producción de carne. Paysandú, Facultad de Agronomía. s.p.
34. Carlen, C.; Kölliker, J.; Reidy, B.; Lüscher, A.; Nösberger, J. 2002. Effect of season and cutting frequency on root and shoot competition between *Festuca pratensis* and *Dactylis glomerata*. *Grass and Forage Science*. 57: 247-254.
35. Chapman, D. F.; Lemaire, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: International Grassland Congress (17th., 1993, Palmerston North). Proceedings. Palmerston North, New Zealand Grassland Association/Keeling and Mundi. pp. 95-104.
36. Colabelli, M.; Agnusdei, M.; Mazzanti, A; Labreveux, M. 1998. El proceso de crecimiento y desarrollo de gramíneas forrajeras como base para el manejo de la defoliación. INTA Balcarce. Boletín Técnico. no. 148. 21 p.
37. Corsi, M. 1984. Effects of nitrogen rates and harvesting intervals on dry matter production, tillering and quality of the tropical grass *Panicum maximum* Jacq. PhD. Dissertation. Cleveland, Ohio. The Ohio State University. 125 p.
38. Del Puerto, O. 1969. Hierbas del Uruguay. Montevideo, Aljanati. 68 p. (Nuestra Tierra no. 19).
39. Dumont, B.; Tallowin, J .2011. Interactions between grassland management and species diversity. In: Lemaire,G.; Hodgson, J.; Chabbi, A.eds. Grassland productivity and ecosystem services. Wallingford, CABI. pp. 129-137.

40. Durán, A. 1985. Los suelos del Uruguay. Montevideo, Hemisferio Sur. 398 p.
41. Duru, M.; Ducrocq, H. 2000. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Annals of Botany*. 85: 635 - 643.
42. Escuder, C. J. 1993. Efecto de algunos factores ambientales y de manejo sobre crecimiento de las pasturas. Balcarce, INTA. Unidad Integrada Balcarce. s.p.
43. Fernández, C. J. 1979. Estimaciones de densidad aparente, retención de agua a tensiones de -1/3 y -15 Bar y agua disponible en el suelo a partir de la composición granulométrica y porcentaje de materia orgánica. In: Reunión Técnica de Facultad de Agronomía. (2º., 1979, Montevideo). Estimación del agua disponibles en los grupos CONEAT. Montevideo, Facultad de Agronomía. pp. 35-37.
44. Fernández Grecco, R. 1999. Principios de manejo de campo natural. 2ª. ed. Balcarce, INTA. 110 p. (Materiales didácticos no.9).
45. Ferreira, W. 1999. Respuesta de una pastura natural regenerada de basalto medio a cuatro frecuencias de pastoreo. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 94 p.
46. Formoso, D.; Quagliotti, R.; Ríos, G. 1989. Carbohidratos no estructurales en cuatro especies nativas bajo dos sistemas de corte. *Producción Ovina*. no. 9: 35-44.
47. _____; Gaggero, C. 1990. Efecto del sistema de pastoreo y la relación ovino/vacuno sobre la producción de forraje y la vegetación del campo nativo. In: Seminario Nacional Campo Natural (2º., 1990, Tacuarembó, UY). Trabajos presentados. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 299 – 310.
48. _____. 1996. Estrategias de manejo de las pasturas naturales. *Producción Ovina*. no. 9: 21-34.
49. Fulkerson W. J.; Donaghy D. J. 2001. Plant soluble carbohydrate reserves and senescence-key criteria for developing an effective grazing management system for ryegrass-based pastures; a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 10: 261-275.

50. Garduño, V. S.; Pérez, P. J.; Hernández, G. A.; Herrera, H. J. G.; Martínez, H. P. A.; Joaquín, T. B. M. 2009. Rendimiento y dinámica de crecimiento estacional de ballico perenne, pastoreado con ovinos a diferentes frecuencias e intensidades. *Técnica Pecuaria México*. 47(2):189-202.
51. Garwood, E. 1969. Seasonal tiller populations of grass and grass/clover swards with and without irrigation. *Grass and Forage Science*. 24: 333–343
52. Gillen, R. L.; Mccollum F. T.; Brummer J. E. 1990. Tiller defoliation patterns under short duration grazing in tallgrass prairie. *Journal of Range Management*. 43: 15-17.
53. Gillet, M. 1984. Las gramíneas forrajeras. Zaragoza, Acribia. 335 p.
54. Grant, S.; Barthram, G.; Torvell, L. 1981. Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne* swards. In: Lemaire, G.; Hodgson, J. eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Midlothian, CABI. pp. 155-168
55. Harris, W. 1990. Pasture as an ecosystem. In: Langer, R. H. M. eds. *Pastures; their ecology and management*. Oxford, Oxford University. pp. 75-131.
56. _____. 1993. The contribution of Dr. Raymond Wilkie Brougham to grassland science and managment. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*. 58: 23-48.
57. Hodgson, J.; Ollerenshaw, J. H. 1969. The frecuencia and severity of defoliation of individual tillers in set - stocked sward. *Journal of British Grassland Society*. 49: 226-234.
58. _____. 1981. Influence of sward characteristics on diet selection and herbage intake by the grazing animal. In: *International Symposium of Nutritional Limits to Animal Production from Pastures (1981, Queensland, Australia)*. Proceedings. Farnham Royal, UK, CAB. pp. 153 – 166.
59. _____ 1990. *Grazing management; science into practice*. New York, Longman. 203 p.
60. Holmes, S. 1980. Field studies on the effects of ryegrass mosaic virus on the yield of Italian ryegrass cv. S.22. *Annals of Applied Biology*. 96: 209-217.

61. Holshof, G.; Van den Pol-Van Dasselaar. 2013. A. Modelling DM growth of multi species grassland plots in the Netherlands. In: General Meeting on EGF at 50 (25th, EGF, 2013, Naarden). Livestock research. The Future of European Grasslands. 19: 725-727.
62. Hudson, N. 1981. Soil conservation. 2nd. ed. Ithaca, NY, Cornell University. 324 p.
63. Iglesias, O.; Majó, E.; Galino, J. 1995. Efecto de la frecuencia de pastoreo sobre un tapiz regenerado de la Unidad San Manuel. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 161 p.
64. Jackson, D. K. 1976. The influence of patterns of defoliation on sward morphology. In: Hodgson, J.; Jackson, D. K. eds. Pasture utilization by the grazing animals. New York, Longman. pp. 51-60.
65. Jones Michel, B.; La Zenby, A. 1988. The physiological bases of production. New York, s.e. 386 p.
66. Leafe, E. 1978. Physiological, environmental and management factors of importance to maximum yield of the grass crop; maximizing yields of crops. London, Chapman and Hall. 288 p.
67. Leconte, D. 1986. Comportement du triple blancassocié á gramineés en basse. Fourrages (Normandie). 108: 103-128.
68. Lemaire, G.; Chapman, D. 1996a. Tissue flows in grazed plant communities. In: Hodgson, J.; Illius, A. W. eds. The ecology and management of grazing systems. Wallingford, UK, CABI. pp. 3-35.
69. _____.; _____. 1996b. Tissue flows in grazed plant communities; the ecology and management of grazing systems. Australian Journal of Agriculture. 41: 3-35.
70. _____.; Agnusdei, M. 1999. 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. Wallingford, CABI. pp. 101 - 263.
71. _____. 2001. Ecophysiology of grassland; dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. In: International Grassland Congress (21st, 2001, Sao Pablo, Brasil). Proceedings. Lusignan, s.e. pp. 598-625.

72. _____.; _____.; Chabbi, A. 2011. Grassland productivity and ecosystem services. Wallingford, CABI. 607 p.
73. Ludlow, M. 1976. Ecophysiology of C4 grasses, In: Lange, O.; Kappen, L.; Schulze, E. eds. Water and plant life. Berlin, Springer-Verlag. pp. 364-386.
74. Marshall, C ; Sagar, G. 1965. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum*. *Annals of Botany*. 29:365-370.
75. MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, UY). 2003. Recursos zoogenéticos informe Uruguay. Montevideo. 64 p.
76. _____. DIEA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias, UY). 2011. Anuario estadístico agropecuario. Montevideo. 246 p.
77. Millot, J. C.; Methol, R.; Risso, D. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo, FUCREA. 199 p.
78. Milthorpe, F. L.; Davidson, J. L. 1966. Physiological aspects of regrowth in grasses; the growth of cereals and grasses. London, Butterworths. 352 p.
79. _____. ; Moorby, J. 1974. An Introduction to crop physiology. London, Cambridge University Press. 260 p.
80. Morley, F. H. W. 1978. Animal production studies in grasslands. In: T´Mantejel, L. ed. Measurements of grassland vegetation and animal production. London, Cambrian News. pp. 103-162
81. Mott, G. 1960. Grazing pressure and measurement of pasture production.In: International Grassland Congress (8th., 1960, Oxford). Proceedings. Oxford, Alden. pp. 601-611.
82. Nabinger, C. 1996. Principios da exploração intensiva da pastagens. San Pablo, s.e. s.p.
83. _____. 1997. Principios da exploração intensiva de pastagens; producción de bovinos a pasto. In: Simposio sobre Manejo da Pastagem (13º., 1997, Piracicaba). Fundamentos do pastejo rotacionado. Piracicaba, Brasil. FEALQ. pp. 15-95.

84. _____. 1998. Principios de manejo e produtividade de pastagens. Bagé, Rio Grande do Sul, UFRGS. 20 p.
85. _____. 2006. Manejo de campo nativo na região sul e a viabilidade do uso da modelos. Rio Grande do Sul, UFRGS. 28 p.
86. Nelson, C. 2000. Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs. tillering. In: Lemaire, G.; Hodgson, J.; De Moraes, A.; Nabinger, C. eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford, CABI. pp. 543-610.
87. Parga, M.; Nolberto, K. 2006. Manejo del pastoreo con vacas lecheras en praderas permanentes. INIA Remehue. Boletín no. 148. 12 p.
88. Parsons, A. J. 1980a. The physiological basis of seasonal differences in the growth of perennial ryegrass. PhD. Thesis. Reading, UK. University of Reading. 136 p.
89. _____.; Robson, M. 1980b. Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) 1. Response to leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany*. 46: 435-444.
90. _____.; Leafe, E.; Collett, B.; Penning, P. ; Lewis, J. 1983. The physiology of grass production under grazing. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously grazed swards. Berkshire, British Ecological Society. pp. 127-139.
91. _____.; Chapman, D. 2000. The principles of pasture growth and utilization. In: Hopkins, A. ed. Grass; its production and utilization. Oxford, Blackwell. pp. 31-89.
92. Paruelo, J.; Piñeyro, G.; Altesor, A.; Rodríguez, C.; Oesterheld, M. 2004. Cambios estructurales y funcionales asociados al pastoreo en los pastizales del Río de la Plata. In: Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en Mejoramiento y Utilización de los Recursos Forrajeros del Area Tropical y Subtropical, Grupo Campos (20^a., 2004, Salto, UY). Sustentabilidad, desarrollo y conservación de los ecosistemas; memorias. Montevideo, INIA. pp. 53 – 60.
93. Pavlú V.; Gaisler J.; Hejcman M. 2013. The effect of grazing intensity on the structure of the above ground biomass in semi-natural grassland. In: General Meeting of the European Grassland Federation (20th., 2013, Luzern, Switzerland). Land use systems in

grassland dominated regions; proceedings. Zurich, Hochschulverlag AG. pp. 611-613.

94. Peacock, J. 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. The thermal microclimate, its measurement and relation to crop growth. Berkshire, British Ecological Society. pp. 99-114.
95. Pelocche, D. 2012. Efecto de la frecuencia de pastoreo sobre la estructura de un campo natural reestablecido de la unidad San Manuel. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 99 p.
96. Pereira, A. R. 2005. Simplificando o balanço hídrico de Thornthwaite-Mather. *Bragantia* (Campinas). 64 (2):311-313.
97. Pollock, C.; Jones, T. 1979. Seasonal patterns of fructosan metabolism in forage grasses. Gales, Cambridge University Press. pp. 9-15.
98. Risso, D. F. 1981. Influencia del manejo en el comportamiento del animal y la pastura. Utilización de pasturas y engorde eficiente de novillos. *Miscelánea CIAAB*.no. 28: 1-6.
99. _____; Ayala, W.; Bermúdez, R.; Berretta, E. 2005. Producción de forraje de un campo natural de la zona de lomadas del este. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 33-40 (Serie Técnica no. 151).
100. Robson, M. J.; Ryle, G. J .A.; Woledge, J. 1988. The grass plant its form and function. In: Jones, M.; Lazenby, A. eds. *The grass crop*. London, Chapman and Hall. pp. 25-83.
101. Rosengurtt, B.; Gallinal, J. P. ; Bergalli, L.; Aragone, L.; Campal, E. 1939. La variabilidad en la composición de praderas. Estudios sobre praderas naturales; 2ª contribución. *Revista de la Asociación de Ingenieros Agrónomos* (Montevideo). 11: 28-33.
102. _____. 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay; 3ª. contribución. Montevideo, Barreiro y Ramos. pp. 104-116.
103. _____. 1946. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay; 5ª. contribución. Montevideo, Rosgal. 474 p.

104. _____. 1976. Degeneración y regeneración del campo. Paysandú, Facultad de Agronomía. EEMAC. 105 p.
105. _____. 1979. Tabla de comportamiento de las especies de campo natural en el Uruguay. Montevideo, Universidad de la República. Departamento de Publicaciones y Ediciones. 86 p.
106. Ryle, G. 1970. Partition of assimilates in an annual and a perennial grass. *Journal of Applied Ecology*. 7: 217-227.
107. Saldanha, S. 2005. Manejo del pastoreo en campos naturales sobre suelos medios de basalto y suelos arenosos del cretácico. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 75 – 83 (Serie Técnica no. 151).
108. _____. 2009. Efecto de la intensidad del pastoreo sobre la estructura de una pastura de *Lolium perenne* cv Horizon. Tesis de Maestría en Ciencias Agrarias. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 97 p.
109. _____. 2011. Especies del campo natural. In: Curso Pasturas CRS (2011, Montevideo). Pasturas naturales. Montevideo, s.e. pp. 35-42.
110. Smethan, M. L. 1981. Manejo del pastoreo. In: Langer, R. H. M. ed. Las pasturas y sus plantas. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 209 – 270.
111. Sprague, V.; Sullivan, J. 1950. Reserve carbohydrates in orchard grass clipped periodically. *Plant Physiology*. 25(1): 92-102.
112. Templeton, W. C.; Mott, G. O.; Bula, R. J. 1961. Some effects of temperature and light on growth and flowering of tall fescue, *Festuca arundinacea*. *Crop Science*. 1: 216-219.
113. Vallentine, J. F. 1990. Grazing management. San Diego, USA, Academic Press. 533 p.
114. Velasco-Zebadúa, M. E.; Hernández-Garay, A ; Gonzalez-Hernández, G; 2002. Curvas estacionales de crecimiento de *Ballico Perenne*. *Revista de Fitotecnia de México*. 35: 97-106.
115. Watson, D. J. 1947. Comparative physiology studies in the growth of field crops. *Annals of Botany*. 11: 41-76.

116. Weinmann, H. 1952. Carbohydrate reserves in grasses. In: Proceeding of VI international Grassland Congress. The importance of water-soluble carbohydrate reserves on regrowth and root growth of *Lolium perenne*. Pennsylvania. Blackwell Publishing Ltd. pp. 655-660.
117. Wilson, D. 1973. Physiology of light utilization by swards. In: Butler, G.; Bailey, R. eds. Chemistry and biochemistry of herbage. London, Academic Press. pp. 57-102.
118. Williams, T. E. 1958. The dependence of net assimilation rate on leaf area index. *Annals of Botany*. 30: 753-761.
119. _____. 1980. Herbage production: grasses and leguminous forage crops. In: Holmes, W. ed. Grass; its production and utilization. Oxford, CABI. pp. 6-7.
120. Woledge, J. 1978. The effect of shading during vegetative and reproductive growth on the photosynthetic capacity of leaves in a grass sward. *Annals of Botany*. 42: 1085-1089.
121. Wragen, F.; Isselstein, J. 2012. Exploring the relationship between diversity and productivity of a semi natural permanent grassland using plant functional traits. Goettinger, CABI. pp. 70-72.
122. Zanoniani, R.; Millot, J. 2005. Respuestas del campo natural a manejos con niveles crecientes de intervención. In: Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural (2005, Montevideo). Trabajos presentados. Montevideo. INIA. pp. 105-113 (Serie Técnica no. 151).
123. _____. 2009. Efecto de la oferta de forraje y la fertilización nitrogenada sobre la productividad otoño invernal de un campo natural del litoral. Tesis de Maestría en Ciencias Agrarias. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 85 p.

9. ANEXOS

Anexo 1. Plan del experimento

20		OESTE										Fecha	
BII	parcela	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		11
Día	Tratamientos	c	k	g	j	e	i	h	f	d	a	b	
7											x		20-oct
14												x	27-oct
21		x											02-nov
28										x	x		09-nov
35						x							16-nov
42									x				23-nov
49				x							x		30-nov
56													07-dic
63		x						x					14-dic
70				x			x			x	x		21-dic
77					x	x						x	28-dic
84			x					x	x		x		05-ene

BII		OESTE										Fecha	
BII	parcela	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		11
Día	Tratamientos	d	a	c	k	b	f	e	j	h	g	i	
7			x										20-oct
14						x							27-oct
21				x									02-nov
28		x	x										09-nov
35								x					16-nov
42							x						23-nov
49			x								x		30-nov
56													07-dic
63				x						x			14-dic
70		x	x								x	x	21-dic
77						x		x	x				28-dic
84			x		x		x			x			05-ene

BIII

Día acumulo	Tratamientos	e	k	d	j	b	c	h	f	a	g	i	
7										x			20-oct
14						x							27-oct
21							x						02-nov
28				x						x			09-nov
35		x											16-nov
42									x				23-nov
49										x	x		30-nov
56													07-dic
63							x	x					14-dic
70				x						x	x	x	21-dic
77		x			x	x							28-dic
84			x						x	x	x		05-ene
ESTE													
Ruta 3													

Anexo 2. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay 1:1000000.

DESCRIPCION N°95
UNIDAD San Manuel (SM)
SUELO Brunosol Eutrico Típico Fr. (Argiudol Típico)
PERFIL P 15 - 2
AUTOR G. Acosta - J. Liesegang - J. Piñeyrúa
UBICACION Departamento Paysandú
Hoja 44
Coordenadas 6415 - 6420 y 290 - 295
Foto 24 - 019

POSICION TOPOGRAFICA - Ladera ligeramente convexa, alta
PENDIENTE 2%

MATERIAL GENERADOR - Lodolitas cuaternarias sobre Fray Bentos
USO ACTUAL Y VEGETACION -
N°ANALISIS 3490 - 3493 (D.S.)

0 - 10	cm	Pardo muy oscuro (10 YR 2.5/2); franco arcilloso; granular grande, moderada y bloques subangulares pequeños, moderados; friable; raíces abundantes; transición gradual.
A ₁		
10 - 25	cm	Pardo muy oscuro (10 YR 2/1.5); franco arcilloso; bloques subangulares, pequeños y moderados, rompiendo a granular; ligeramente duro; raíces abundantes; transición gradual.
A ₃		
25 - 46	cm	Negro (10 YR 2.5/1); arcilloso; bloques subangulares pequeños y medios, fuerte, rompiendo a granular; duro; películas de arcilla, delgadas, discontinuas; raíces abundantes; transición clara.
B ₂		
46 - 54	cm	Pardo oscuro (7.5 YR 3/2); franco; bloques subangulares pequeños y medios, moderada; firme; raíces abundantes; transición abrupta.
B ₃		
54 y +	cm	Amarillo rojizo (7.5 YR 6.5/4) con nódulos de arcilla rojo amarillento (5 YR 4/6).
R		

Fuente: Altamirano et al. (1976)

UNIDAD: San Manuel (SM)

SUELO: Brunosol Eutrico
:Típico Fr

PERFIL: P 15 -2

HORI- ZONTE	PROFUNDIDAD cm	ANÁLISIS GRANULOMÉTRICO			P H		MATERIA ORGA- NICA %	N TOTAL %	CaCO ₃ %	P ₂ O ₅ %
		ARENA	LIMO	ARCILLA	H ₂ O	KCl N				
A ₁	0 - 10	35.1	29.7	35.2	7.60	6.90	6.77	0.29	0.30	
A ₃	10 - 25	32.4	29.6	38.0	7.50	6.65	4.86	0.21	0.13	
B ₂	25 - 46	30.5	22.4	47.1	7.70	6.70	3.98	0.19	0.13	
B ₃	46 - 54	39.2	38.2	22.6	7.90	6.95	1.93	0.15	2.58	
R	54 +								-	

Fuente: Altamirano et al. (1976)

Anexo 3. Análisis de regresión

Variable	Antecesor	Ajuste	R2	P-valor
MS. máquina	20	Cuadrático	0,68	0,0051
	40	Sigmoidea	0,83	0,01
	60	Lineal	0,77	0,0002
	80	Lineal	0,76	0,0007
TASA máquina	20	Cuadrático	0,65	0,1
	40	Cuadrático	0,62	0,029
	60	Cuadrático	0,45	0,05
	80	Cuadrático	0,68	0,01
MS. tijera	20	Lineal	0,83	0,0001
	40	Lineal	0,88	0,0001
	60	Lineal	0,92	0,0001
	80	Lineal	0,88	0,0001
Tasa tijera	20	Cuadrático	0,46	0,0409
	40	NO AJUSTA	-	-
	60	Lineal	0,54	0,005
	80	Cuadrático	0,53	0,01
MV.	20	Lineal	0,9	0,0001
	40	Lineal	0,53	0,0001
	60	Lineal	0,94	0,0001
	80	Lineal	0,83	0,0001
Resto seco	20	Lineal	0,69	0,001
	40	NO AJUSTA	-	-
	60	Lineal	0,62	0,0023
	80	Lineal	0,68	0,0011
Láminas	20	Lineal	0,87	0,0001
	40	Lineal	0,41	0,02
	60	Lineal	0,88	0,0001
	80	Lineal	0,9	0,0001
Tallo y vainas	20	Lineal	0,88	0,0001
	40	Lineal	0,66	0,0028
	60	Lineal	0,87	0,0001
	80	Lineal	0,52	0,017
Relación L/TyV	20	Cuadrático	0,66	0,0018
	40	Cuadrático	0,55	0,0085
	60	Cuadrático	0,81	0,0003

	80	Cuadrático	0,61	0,0034
--	----	------------	------	--------

Anexo 4. Análisis SAS de la tasa de crecimiento del corte con máquina

```

1. ----- Efecto=ANT. Method=Tukey-Kramer(P<0.05)
Set=1 -----
2.
3.
4.          Error   Letter
          Obs.  ANT.  DD.  Estimador  estándar  Group
5.
6.          1  80  _   25.8624   1.4477   A
7.          2  60  _   23.7273   1.4036   A
8.          3  40  _   21.9510   1.4251   A
9.          4  20  _   20.5015   1.4251   A
10.
11.
12. ----- Efecto=DD. Method=Tukey-Kramer(P<0.05)
Set=2 -----
13.
14.          Error   Letter
          Obs.  ANT.  DD.  Estimador  estándar  Group
15.
16.
17.          5  _   7   62.7386   2.1565   A
18.          6  _   14  30.0000   1.9316   B
19.          7  _   28  26.7940   2.1565   BC
20.          8  _   49  21.6667   1.9316   BCD
21.          9  _   35  19.6667   1.9316   CD
22.         10  _   21  17.7500   1.9316   CD
23.         11  _   70  17.2500   1.9316   D
24.         12  _   84  16.0000   1.9316   D
25.         13  _   42  14.3333   1.9316   D
26.         14  _   77  13.8333   1.9316   D
27.         15  _   63  13.0833   1.9316   D
28.
29.
30. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=3 -----
31.
32.          Error   Letter
          Obs.  ANT.  DD.  Estimador  estándar  Group
33.

```

34.						
35.	16	40	7	79.7946	4.7199	A
36.	17	60	7	63.0000	3.8631	AB
37.	18	80	7	59.8265	4.7207	AB
38.	19	20	7	48.3333	3.8631	BC
39.	20	80	14	34.6667	3.8631	CD
40.	21	60	28	34.3333	3.8631	CDE
41.	22	40	14	34.0000	3.8631	CDE
42.	23	80	28	32.3265	4.7207	CDEF
43.	24	20	14	28.3333	3.8631	CDEF
44.	25	20	35	24.3333	3.8631	DEF
45.	26	80	49	24.3333	3.8631	DEF
46.	27	20	28	23.5161	4.7199	DEF
47.	28	60	14	23.0000	3.8631	DEF
48.	29	80	35	23.0000	3.8631	DEF
49.	30	80	84	23.0000	3.8631	DEF
50.	31	80	70	22.3333	3.8631	DEF
51.	32	20	49	21.6667	3.8631	DEF
52.	33	80	21	21.6667	3.8631	DEF
53.	34	60	70	21.0000	3.8631	DEF
54.						
55.	35	60	49	20.6667	3.8631	DEF
56.	36	60	84	20.3333	3.8631	DEF
57.	37	40	49	20.0000	3.8631	DEF
58.	38	40	28	17.0000	3.8631	DEF
59.	39	60	42	17.0000	3.8631	DEF
60.	40	20	21	17.0000	3.8631	DEF
61.	41	60	21	16.6667	3.8631	DEF
62.	42	60	77	16.3333	3.8631	DEF
63.	43	40	35	16.0000	3.8631	DEF
64.	44	40	21	15.6667	3.8631	DEF
65.	45	20	70	15.6667	3.8631	DEF
66.	46	80	77	15.3333	3.8631	DEF
67.	47	80	42	15.3333	3.8631	DEF
68.	48	60	35	15.3333	3.8631	DEF
69.	49	40	63	14.0000	3.8631	DEF
70.	50	40	77	13.3333	3.8631	DEF
71.	51	60	63	13.3333	3.8631	DEF
72.	52	20	42	12.6667	3.8631	DEF
73.	53	80	63	12.6667	3.8631	EF
74.	54	40	42	12.3333	3.8631	DEF
75.	55	20	63	12.3333	3.8631	DEF
76.	56	20	84	11.3333	3.8631	F

77. 57 20 77 10.3333 3.8631 F
 78. 58 40 70 10.0000 3.8631 F
 79. 59 40 84 9.3333 3.8631 F
 80.
 81. ----- Efecto=ANT*DD Method=Tukey-Kramer(P<0.05) Set=3 ---

82.
 83. Error Letter
 84. Obs. ANT. DD. Estimador estándar Group
 85.
 86. 16 20 7 48.3333 3.8631 A
 87. 17 20 14 28.3333 3.8631 AB
 88. 18 20 35 24.3333 3.8631 B
 89. 19 20 28 23.5161 4.7199 B
 90. 20 20 49 21.6667 3.8631 B
 91. 21 20 21 17.0000 3.8631 B
 92. 22 20 70 15.6667 3.8631 B
 93. 23 20 42 12.6667 3.8631 B
 94. 24 20 63 12.3333 3.8631 B
 95. 25 20 84 11.3333 3.8631 B
 96. 26 20 77 10.3333 3.8631 B

97.
 98.
 99. ----- Efecto=ANT*DD Method=Tukey-Kramer(P<0.05) Set=4 -----

100.
 101. Error Letter
 102. Obs. ANT. DD. Estimador estándar Group
 103.
 104. 27 40 7 79.7946 4.7199 A
 105. 28 40 14 34.0000 3.8631 B
 106. 29 40 49 20.0000 3.8631 BC
 107. 30 40 28 17.0000 3.8631 BC
 108. 31 40 35 16.0000 3.8631 BC
 109. 32 40 21 15.6667 3.8631 BC
 110. 33 40 63 14.0000 3.8631 BC
 111. 34 40 77 13.3333 3.8631 BC
 112. 35 40 42 12.3333 3.8631 BC
 113. 36 40 70 10.0000 3.8631 C
 114. 37 40 84 9.3333 3.8631 C

115.
 116.

117. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=5 -----

118.

				Error	Letter	
	Obs.	ANT.	DD.	Estimador	estándar	Group
119.						
120.						
121.						
122.	38	60	7	63.0000	3.8631	A
123.	39	60	28	34.3333	3.8631	B
124.	40	60	14	23.0000	3.8631	B
125.	41	60	70	21.0000	3.8631	B
126.	42	60	49	20.6667	3.8631	B
127.	43	60	84	20.3333	3.8631	B
128.	44	60	42	17.0000	3.8631	B
129.	45	60	21	16.6667	3.8631	B
130.	46	60	77	16.3333	3.8631	B
131.	47	60	35	15.3333	3.8631	B
132.	48	60	63	13.3333	3.8631	B

133.

134.

135. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=6 -----

136.

				Error	Letter	
	Obs.	ANT.	DD.	Estimador	estándar	Group
137.						
138.						
139.						
140.	49	80	7	59.8265	4.7207	A
141.	50	80	14	34.6667	3.8631	B
142.	51	80	28	32.3265	4.7207	BC
143.	52	80	49	24.3333	3.8631	BC
144.	53	80	35	23.0000	3.8631	BC
145.	54	80	84	23.0000	3.8631	BC
146.	55	80	70	22.3333	3.8631	BC
147.	56	80	21	21.6667	3.8631	BC
148.	57	80	77	15.3333	3.8631	BC
149.	58	80	42	15.3333	3.8631	BC
150.	59	80	63	12.6667	3.8631	C

151.

152. ----- Efecto=ANT*DD Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=3 -----

153.

				Error	Letter	
	Obs.	ANT.	DD.	Estimador	estándar	Group

156.

157.	16	40	7	79.7946	4.7199	A
158.	17	60	7	63.0000	3.8631	AB
159.	18	80	7	59.8265	4.7207	AB
160.	19	20	7	48.3333	3.8631	B

161.
162.

163. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=4 -----

164.

	Obs.	ANT.	DD.	Error Estimador	Letter estándar	Group
165.						
166.						
167.						
168.	20	80	14	34.6667	3.8631	A
169.	21	40	14	34.0000	3.8631	A
170.	22	20	14	28.3333	3.8631	A
171.	23	60	14	23.0000	3.8631	A

172. Sistema SAS 00:00 Saturday,
May 2, 2009 11

173.

174. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=5 -----

175.

	Obs.	ANT.	DD.	Error Estimador	Letter estándar	Group
176.						
177.						
178.						
179.	24	80	21	21.6667	3.8631	A
180.	25	20	21	17.0000	3.8631	A
181.	26	60	21	16.6667	3.8631	A
182.	27	40	21	15.6667	3.8631	A

183.

184.

185. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=6 -----

186.

	Obs.	ANT.	DD.	Error Estimador	Letter estándar	Group
187.						
188.						
189.						
190.	28	60	28	34.3333	3.8631	A
191.	29	80	28	32.3265	4.7207	A
192.	30	20	28	23.5161	4.7199	A
193.	31	40	28	17.0000	3.8631	A

194.

195.

196. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=7 -----

197.

	Obs.	ANT.	DD.	Error Estimador	Letter estándar	Group
198.						
199.						
200.						
201.	32	20	35	24.3333	3.8631	A
202.	33	80	35	23.0000	3.8631	A
203.	34	40	35	16.0000	3.8631	A
204.	35	60	35	15.3333	3.8631	A

205.

206.

207. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=8 -----

208.

	Obs.	ANT.	DD.	Error Estimador	Letter estándar	Group
209.						
210.						
211.						
212.	36	60	42	17.0000	3.8631	A
213.	37	80	42	15.3333	3.8631	A
214.	38	20	42	12.6667	3.8631	A
215.	39	40	42	12.3333	3.8631	A

216.

217.

218. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=9 -----

219.

	Obs.	ANT.	DD.	Error Estimador	Letter estándar	Group
220.						
221.						
222.						
223.	40	80	49	24.3333	3.8631	A
224.	41	20	49	21.6667	3.8631	A
225.	42	60	49	20.6667	3.8631	A
226.	43	40	49	20.0000	3.8631	A

227.

Sistema SAS 00:00 Saturday,

May 2, 2009 12

228.

229. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=10 -----

230.

	Obs.	ANT.	DD.	Error Estimador	Letter estándar	Group
231.						
232.						
233.						

234.	44	40	63	14.0000	3.8631	A
235.	45	60	63	13.3333	3.8631	A
236.	46	80	63	12.6667	3.8631	A
237.	47	20	63	12.3333	3.8631	A

238.

239.

240. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=11 -----

241.

				Error	Letter	
	Obs.	ANT.	DD.	Estimador	estándar	Group

244.

245.	48	80	70	22.3333	3.8631	A
246.	49	60	70	21.0000	3.8631	A
247.	50	20	70	15.6667	3.8631	A
248.	51	40	70	10.0000	3.8631	A

249.

250.

251. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=12 -----

252.

				Error	Letter	
	Obs.	ANT.	DD.	Estimador	estándar	Group

255.

256.	52	60	77	16.3333	3.8631	A
257.	53	80	77	15.3333	3.8631	A
258.	54	40	77	13.3333	3.8631	A
259.	55	20	77	10.3333	3.8631	A

260.

261.

262. ----- Efecto=ANT*DD. Method=Tukey-
Kramer(P<0.05) Set=13 -----

263.

				Error	Letter	
	Obs.	ANT.	DD.	Estimador	estándar	Group

266.

267.	56	80	84	23.0000	3.8631	A
268.	57	60	84	20.3333	3.8631	A
269.	58	20	84	11.3333	3.8631	A
270.	59	40	84	9.3333	3.8631	A

271.

272.	59	40	84	9.3333	3.8631	F
------	----	----	----	--------	--------	---